Ueber Bau und Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane des Amphioxus lanceolatus.

Begonnen von

Ludwig Neidert †,

beendet und als

Inaugural-Dissertation

der hohen philosophischen Facultät

der Kgl. bayr. Julius-Maximilians-Universität Würzburg

zur

Erlangung der Doctorwürde

vorgelegt

am 2. Juli 1902

von

Adolf Leiber
aus Strassburg i. Els.

Mit 5 Tafeln und 3 Textfiguren.

Jena.
Verlag von Gustav Fischer.
1903.

Ueber Bau und Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane des Amphioxus lanceolatus.

Begonnen von

Ludwig Neidert †,

beendet und als

Inaugural-Dissertation

der hohen philosophischen Facultät

der Kgl. bayr. Julius-Maximilians-Universität Würzburg

zur

Erlangung der Doctorwürde

vorgelegt

am 2. Juli 1902

von

Adolf Leiber

aus Strassburg i. Els.

ACAD. LEOP. NAT. CUR.

Mit 5 Tafeln und 3 Textfiguren.

Jena.

Verlag von Gustav Fischer.

1903.

Abdruck
aus den
Zoologischen Jahrbüchern,
Abtheilung für Anatomie und Ontogenie der Thiere.
Herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Giessen.
Achtzehnter Band, 2. Heft, 1903.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Die folgende Arbeit ist aus der Hinterlassenschaft eines für die Wissenschaft begeisterten Mannes hervorgegangen, der schon im Beginn seiner zoologischen Thätigkeit einem Jahre langen Leiden erlag. LUDWIG NEIDERT war ursprünglich Jurist. Er musste aber die praktische Ausübung seines Berufes wegen einer schweren Krankheit aufgeben, die ihm nur wenige Stunden des Tages das Arbeiten ermöglichte und oft Monate lange Unterbrechungen nothwendig machte. In den letzten Jahren seines Lebens beschäftigte sich NEIDERT mit dem Studium der Naturwissenschaften und im Besondern der Zoologie. Seine hinterlassenen Präparate und Aufzeichnungen sind Zeugen einer peinlichen Sorgfalt und Pünktlichkeit, die es allein einem Andern ermöglichte, sich in der Fülle der Präparate wie in eigenen zurecht zu finden. Das vorliegende Thema bearbeitete NEIDERT in den Jahren 1896—1899 unter grossen gesundheitlichen Schwierigkeiten. Als er mit seinen Untersuchungen nahezu fertig war, starb er in Venedig am 23. März 1899 im Alter von 34 Jahren.

I. Material und Technik.

Mein verehrter Lehrer, Herr Prof. BOVERI, dem ich für das Interesse, das er mir entgegenbrachte, und für die freundliche Unterstützung, die er mir bei den Untersuchungen zu Theil werden liess, meinen herzlichsten Dank ausspreche, übergab mir im Frühjahr 1901 die NEIDERT'sche Arbeit. Sie enthielt 12 Mappen Schnittserien durch die Gonaden des Amphioxus, in der Mehrzahl durch Ovarien, und ausserdem eine Reihe von Totalpräparaten der Bauchwand. An Aufzeichnungen fanden sich sorgfältig geordnete Notizen über Conser-

virungs- und Präparationsmethoden und über mikroskopische Befunde. Endlich war eine grosse Zahl guter und brauchbarer Skizzen da, die einem Theil meiner Zeichnungen zu Grunde gelegt sind. Endgültige Ergebnisse der Untersuchung waren nicht aufgezeichnet, und im Grossen und Ganzen bestand meine Arbeit in einer durchaus neuen Durcharbeitung des Materials mit der grossen Erleichterung, dass mir die zeitraubende technische Seite der Arbeit grössten Theils abgenommen war. Ich fertigte nur noch einige Totalpräparate an, wobei ich ein paar glückliche Griffe that, die eine Vervollständigung der Entwicklungsreihe erzielten; auch verarbeitete ich einige ältere und von mir hergestellte Totalpräparate zu Schnittserien. Zur Anfertigung der Totalpräparate wurde der Amphioxus, nachdem Kopftheil und hinteres Ende vom Porus branchialis ab losgetrennt waren, seitlich auf gehärtete Leber gelegt, dann mit dem Skalpell der Länge nach mit einem raschen und sichern Schnitt möglichst nahe unter der Chorda durchschnitten, so dass auf der einen Seite die massive dorsale Hälfte, auf der andern die die Kiemenhöhle umgebenden Bauchwände wegfielen. Nachdem aus diesen die Reste von Kiemendarm und Leber entfernt waren, wurden die beiden Seiten längs der Bauchnaht von einander getrennt und einzeln weiter behandelt. So wurden Streifen erhalten, die in der obern Hälfte den untern Theil der Seiten- und in der untern die halbe Bauchmusculatur aufweisen, zwischen denen die Reihe der Geschlechtsorgane liegt. Bevor die Schnittserien hergestellt wurden, wurden diese Seitenstücke in toto gefärbt und studirt. Von jedem zum Schneiden bestimmten Object wurde eine Skizze entworfen, die eine Art Situationsplan darstellte; dadurch wurde es ermöglicht, die geschnittenen Gonaden mit den im Ganzen untersuchten zu identificiren.

Fast durchgehends wurde Doppelfärbung mit Delafield's Hämatoxylin und Boraxkarmin angewandt. Das Boraxkarmin färbte vor allem die Kerne, während Blut, Dotter, Membranen u. s. w. das Hämatoxylin annahmen; wie sich reine Hämatoxylin-Färbung bewähren würde, darüber habe ich nach den vorliegenden Präparaten, die alle doppelt gefärbt sind, keine Erfahrung; doch glaube ich, dass auch diese einen guten Erfolg haben könnte.

Ich musste mich vorläufig auf das Studium der weiblichen Geschlechtsorgane beschränken. Die Schwierigkeit der Untersuchung erforderte, die beiden Geschlechter getrennt zu behandeln. Durch eine eingehende Darstellung der Entwicklung der Ovarien hoffte ich, eine Basis für die Kenntniss der durch Van der Stricht (1896) und

Sobotta (1897) beschriebenen Erscheinungen bei den reifen Eiern zu schaffen. Die Schwierigkeiten, die vor allem das Studium der Blutgefässe bietet, kennt jeder, der sich mit ihrer Untersuchung beschäftigt hat. Das zellenlose Blut, das von einem andern geronnenen Körpersaft kaum zu unterscheiden ist, ist nur im Zusammenhang mit Gefässen als solches nachzuweisen; wie oft aber diese bei conservirten Thieren collabirt und mit keinen Mitteln sichtbar zu machen sind, ist bekannt. Eine andere Schwierigkeit, die sich gerade bei einer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung bemerkbar macht, ist die, dass die Grösse des Thieres keineswegs mit dem Entwicklungszustand correspondirt, was schon ältern Autoren, wie z. B. Langerhans, aufgefallen ist. Sucht man sich eine möglichst lückenlose Serie von Entwicklungsstadien der Gonaden zu verschaffen, so ist man in ziemlich weiten Grenzen auf den glücklichen Zufall angewiesen. Eine Grössendifferenz von einigen Millimetern lässt auch schon bei jungen Thieren nicht auf entsprechend verschiedene Entwicklungszustände schliessen. Dazu kommt, dass gewisse Stadien in ihrer typischen Erscheinung von nur geringer Dauer sind, so dass man häufig frühere oder spätere Bilder, aus denen die typischen abzuleiten sind, höchst selten aber diese selbst erhält.

Ueber das Alter und die Grösse, in welchen der Amphioxus geschlechtsreif wird, in der Literatur etwas Genaues zu finden, war mir nicht möglich. Aeltere Untersucher machen darauf aufmerksam, dass die Reife sehr früh eintreten kann; so fand z. B. Langerhans (1876) schon bei Thieren von 20—21 mm Länge fast reife Spermatozoen und weit entwickelte Eier, allerdings nur als Ausnahme. Schneider (1879) giebt sogar an, dass in einer gewissen Sendung von Amphioxus-Exemplaren von 1—3 cm Länge schon bei 2 cm die Spermatozoen und Eier reif gewesen seien. Wenn mir auch eine so frühe Reifung unwahrscheinlich erscheint und diesen Angaben vielleicht ganz abnorme Ausnahmefälle zu Grunde liegen, so spricht doch ein Umstand für die Möglichkeit der Annahme, dass die erste Laichperiode eintritt, lange bevor der Amphioxus ausgewachsen ist. Ich fand nämlich ein Exemplar von 32 mm Länge, dessen Ovarien im Reifezustand waren, d. h. dessen Oocyten ihre definitive Grösse erreicht hatten. Die Ovarien dieses Thieres (Fig. C, Seite 27) sind auffallend klein, sie enthalten nur wenige Oocyten und sind kaum gefaltet, während die Ovarien ausgewachsener Thiere bedeutend grösser sind, auf einem Mittelschnitt die 10—15-fache Zahl der Eier zeigen, zwischen denen sich ein verzweigtes System von Spalten befindet. Es ist nicht unmöglich, dass hier ein Fall der

ersten Reife vorliegt, aus dem man schliessen könnte, dass diese bei Thieren von ca. 30 mm eintritt. Aus dem Gesagten ergiebt sich, dass man von grössern Thieren nicht sagen kann, ob sie sich in der ersten oder in einer spätern Laichperiode befinden. Die Entwicklungsvorgänge bei den Ovarien dieser grössern Thiere schliessen sich aber so unmittelbar an die jüngern Stadien an, dass sie mit Sicherheit als auch für die erste Reifung geltend betrachtet werden können. Da mir übrigens nur das eine Thier mit so früh zur Reife entwickelten Ovarien zu Gesicht gekommen ist, die übrigen reifen Thiere aber über 40 mm maassen, so ist es ungewiss, ob hier nicht eine abnorme rasche Entwicklung stattgefunden hat, während normaler Weise Thiere von 30—40 mm Länge noch nicht geschlechtsreif sind. Zur genauen Feststellung dieser Verhältnisse ist es vor allem nöthig, auf die Jahreszeit, in der die Thiere conservirt sind, zu achten und in allen Jahreszeiten conservirte Thiere zu untersuchen. Das Material, das mir zur Verfügung stand, stammt grössten Theils aus der zweiten Hälfte des Jahres; von einigen Gläsern, worin sich auch das eben besprochene frühreife Exemplar befand, ist mir leider das Datum der Conservirung nicht bekannt.

Was die Conservirung des Materials betrifft, so fand ich, dass die Härtung und Fixirung in Sublimat-Eisessig die besten Resultate lieferte. Die meisten Thiere waren auf diese Weise behandelt; sie waren alle schön gestreckt, und die Schrumpfung der innern Organe war verhältnissmässig gering; jeden Falls war bei dieser Methode nur selten eine Zerreissung eingetreten. Weniger brauchbar erwies sich das Verfahren mit Pikrinsäurelösung; hier zeigten sich sehr starke Schrumpfungen und auch Zerreissungen der Epithelien, so dass manchmal das Präparat völlig unbrauchbar war.

II. Historische Uebersicht.

In der Literatur ist über unser Thema nicht gerade viel zu finden, bei dem Interesse, das man dem Amphioxus seit einem halben Jahrhundert entgegenbringt, sogar auffallend wenig.

Die erste Erwähnung der Geschlechtsorgane findet sich in der Monographie von Rathke (1841). Er giebt ihre Lage zwischen Bauchwand und Peritoneum an, dass sie von einer rings geschlossenen Hülle umgeben seien und dass die einzelnen Eier eine Haut besitzen. Johannes Müller (1842) beschreibt zum ersten Mal die jungen Anlagen der Geschlechtsorgane, die er mit einem knotigen Nervenstrang vergleicht, wobei die Ganglienknötchen die jungen Gonaden darstellen,

während der Strang ohne Zweifel das sie verbindende Längsgefäss ist, das MÜLLER als solches nicht erkannte. QUATREFAGES (1845) erwähnt kurz die Ovarien und seine Beobachtungen über die Laichung. Eingehender hat die Fortpflanzungsorgane STIEDA (1872) studirt; er hatte Gonaden verschiedenen Alters vor sich, vom Beginn der Eibildung bis zur Reife, vermochte sie aber nicht in eine Entwicklungsreihe zu ordnen. Ihm folgte WILHELM MÜLLER (1875), der genauere Angaben über den Entwicklungsverlauf macht, insbesondere über die Grösse der Ovarien und Eier in verschiedenen Stadien. ROLPH (1876) hat sich ebenfalls mit der Entwicklung der Geschlechtsorgane befasst; er vermuthet, wie auch STIEDA, ihre Herkunft aus dem Kiemenhöhlenepithel, dessen ektodermale Natur er erkannt hatte, doch lässt er die Frage offen, ob das Organ nicht aus dem Cölom abzuleiten sei. Auch LANGERHANS (1876) neigt zu einer Ableitung der Geschlechtsorgane aus dem Peribranchialepithel, das er als Peritoneum auffasste. Seine Beobachtungen über die Morphologie und die Entwicklung der Ovarien sind übrigens von einer grossen Sicherheit und Genauigkeit und enthalten eine Reihe wichtiger Thatsachen, die, wie es scheint, von spätern Beobachtern übersehen worden sind. SCHNEIDER (1879), der sich eingehend mit dem Studium des Amphioxus beschäftigt hat, sagt gerade über die Geschlechtsorgane wenig, doch sind einige Bemerkungen, die ich an ihrer Stelle erwähnen werde, von Interesse.

Als Bildungsstätte der Geschlechtszellen wurde von BOVERI (1892) der ventralste Theil des Myotoms nachgewiesen und demnach Gonotom benannt und daran anschliessend die ersten Entwicklungsstadien der Gonaden und die damit im Zusammenhang stehende Bildung der Genitalkammern beschrieben. Ein paar Jahre darauf hat sich LEGROS (1895) mit der Morphologie der Geschlechtsorgane und daraus herzuleitenden verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Amphioxus und Tunicaten beschäftigt; seine Veröffentlichung trägt den Charakter einer vorläufigen Mittheilung, und diese macht den Eindruck, als ob Mangel an geeignetem Material LEGROS' Untersuchungen bedeutend erschwert habe. Die reifen Eier sind in letzter Zeit von VAN DER STRICHT (1896) und SOBOTTA (1897) ausführlich beschrieben. BURCHARDT (1900) spricht sich anlässlich einer ausgedehnten Untersuchung über die Anatomie des Amphioxus auch über die vermuthliche Blutversorgung der Gonaden aus.

Das sind die bemerkenswerthesten Arbeiten über Amphioxus, die sich mehr oder weniger eingehend auch mit dessen Geschlechtsorganen befassen.

III. Allgemeine Formverhältnisse des Ovariums.

Der Entwicklungsverlauf der weiblichen Gonade von der ersten Anlage bis zur völligen Reife lässt sich in zwei Hauptabschnitte theilen: einen Abschnitt der Formbildung, in dem sich aus den Urkeimzellen die formalen Theile des Organs bilden, und einen Abschnitt der Reifung, während dessen die Gonade, ohne im Wesentlichen ihre typische Gestalt zu ändern, die freilich durch umfangreiche Wachsthumserscheinungen zuletzt fast unkenntlich wird, zur vollen Geschlechtsreife heranwächst. Der Uebergang vom ersten zum zweiten Entwicklungsabschnitt findet bei Thieren von etwa 23 mm Länge statt.

Ehe ich mich nun zur Behandlung der Entwicklungsvorgänge wende, will ich ein Ovar beschreiben, das sich am Ende des ersten Abschnitts befindet. Ist so der Typus des Baues festgelegt, so scheint mir sowohl die Erklärung der frühern Stadien, da ihr Ziel bekannt ist, als auch die Analyse der Umbildungen des Organs bis zum Reifezustand keine Schwierigkeiten zu machen.

Die Gonaden liegen, wie bekannt, in den segmentalen Genitalkammern, die am untern Rand der Myocommata, an der Grenze zwischen Seiten- und Bauchmuskeln, in den Peribranchialraum vorgewölbt sind. Betrachtet man die frei gelegte Bauchwand eines Thieres von 23—25 mm Länge von innen, so sieht man die 26 Gonaden hinter einander am hintern Ende jedes Segments liegen; sie nehmen etwa $^1/_3$ seiner Länge ein, während die Genitalkammern sich von einem Dissepiment zum nächsten erstrecken, sich nach vorn und hinten verjüngen und naturgemäss über der Gonade die grösste Höhe und Breite haben, so dass sie im optischen Schnitt etwa rautenförmig erscheinen. An allen Gonaden medial vorbei läuft dicht unter dem Peribranchialepithel ein Gefässtrang, den ich im Folgenden als Längsgefäss bezeichnen werde. Dieses Gefäss ist schon von Joh. Müller (1842) gesehen, allerdings nicht als Blutgefäss erkannt worden. Deutlich beschrieben und nach einem Totalpräparat mit den in jedem Segment nach oben abgehenden Seitengefässen und den neben diesen verlaufenden Nerven abgebildet hat es zuerst Langerhans (1876) auf fig. 37, ein Bild, das ich an vielen Präparaten in ganz ähnlicher Weise gesehen habe.

Betrachten wir nun die einzelne Gonade, so können wir in dem vorliegenden Stadium das Geschlecht mit Sicherheit erkennen: die Ovarien enthalten schon einzelne grosse Oocyten mit grossem Kern und Nucleolus, während in den Testikeln die Zellen von gleichmässiger Grösse sind.

Zur Erläuterung des Baues des Ovariums verweise ich auf die Figg. 14, 15 (Taf. 2) und 11a u. b (Taf. 1), die eine Totalansicht, einen optischen Sagittalschnitt und Querschnitte durch Gonaden von 23—25 mm langen Thieren darstellen. Aus diesen Bildern wird sich die Gestalt des Organs leicht reconstruiren lassen. Auch die Totalansicht eines ältern Ovars (Taf. 3, Fig. 18), das im Einzelnen andere Verhältnisse zeigt, lässt den allgemeinen Bau gut erkennen.

Vom Peribranchialraum aus betrachtet (Taf. 2, Fig. 15 u. Taf. 3, Fig. 18) erscheint das Ovar im Allgemeinen als eine rundliche Blase. Ihre Wand ist die Gonadenwand, ihren Hohlraum werde ich nach Analogie des Hohlraums der Blastula, des Blastocöls, G o n o c ö l nennen, wobei ich bemerke, dass Legros (1895) unter diesem Namen den Raum der Genitalkammer versteht, was mir unzweckmässig erscheint.

Das Ovar, das als selbständiges Gebilde in der Genitalkammer liegt, ist an deren mediale Wand fest angeschmiegt. Auf der Flächenansicht erscheint es ungefähr kreisförmig; Querschnitte zeigen, dass es lateral-medial zusammengedrückt ist. Dies ist bei einzelnen Individuen in verschiedenem Maasse der Fall. Linsenartig flache und stark gewölbte Gonaden sind zu finden; in der Regel beträgt, solange sich die einzelnen Gonaden noch nicht berühren, die transversale Ausdehnung etwa die Hälfte der dorsoventralen (Taf. 1, Fig. 11; Taf. 3, Fig. 19, 20). In demselben Thier haben die Gonaden meist denselben Typus, doch kommen auch hier manchmal recht bedeutende Verschiedenheiten vor.

Das Längsgefäss verläuft in der medialen Kammerwand etwas dorsal von der Mitte der Gonade. Es giebt an einem Punkt des Ovars, der von dessen vorderm und hinterm Rand etwa gleich weit entfernt ist, 4—5 Gefässäste ab, die in die Gonade führen und sich dort weiter verzweigen. Die Stelle, an der diese Ovarialgefässe entspringen, nenne ich den N a b e l der Gonade. Dieser ist von einer bisquitförmigen Oeffnung der Gonadenwand umgeben, deren Ränder vorn und hinten hart am Nabel vorbeiführen, dorsal und ventral aber eine ziemlich grosse Lücke frei lassen, durch welche sich das Gonocöl nach aussen öffnet und, wie mittlere Querschnitte zeigen, nur durch die mediale Wand der Genitalkammer vom Peribranchialraum getrennt ist. Ueber diesen Oeffnungen des Gonocöls liegen auf der Flächenansicht als runde Kissen, auf mittlern Querschnitten als Wandverdickungen erscheinenden Wülste, d i e N a r b e n, die der Kammerwand angehören.

Verfolgen wir den Bau der Gonade weiter, so finden wir sowohl auf einer Serie optischer Sagittalschnitte, deren einen die Fig. 14 (Taf. 2) darstellt, als auf Querschnitten, dass die laterale Gonadenwand medialwärts in Form eines conischen Hohlzapfens eingestülpt ist, der an seiner Spitze die Ovarialgefässe aufnimmt, also den Nabel bildet. Ein Sagittalschnitt (Fig. 14) erscheint daher in Gestalt zweier concentrischer Ringe, von denen der innere ein Querschnitt durch den eingestülpten Theil der Gonadenwand ist, den ich als Zapfen bezeichne, der äussere die äussere Gonadenwand darstellt, und die zwischen sich das ringförmig geschnittene Gonocöl einschliessen. Das Lumen des innern Rings, das dem das Ovar umgebenden Raum angehört, nenne ich Zapfenhöhle. Lateral gehen Zapfenwand und äussere Gonadenwand in einander über. Auf Querschnitten hat die Gonadenwand die Gestalt eines ε. Das Gonocöl ist hier durch den eingestülpten Zapfen in einen obern und einen untern Raum getrennt, zwischen denen, durch die Zapfenwand begrenzt, die Zapfenhöhle liegt. Dass aber das Gonocöl ein continuirlicher Raum ist, hat schon der Sagittalschnitt (Fig. 14) gelehrt und zeigt ausserdem einen Querschnitt, der durch die auf Fig. 14 angegebene Linie *a*—*a* gelegt ist. Hier erscheint die Gonadenwand als in der medial-lateralen Richtung zusammengedrückter Ring, der den einheitlichen vordern bezw. hintern Gonocöltheil umschliesst, welcher den obern und untern verbindet.

Die am Nabel entspringenden Ovarialgefässe verlaufen auf der der Zapfenhöhle zugekehrten Fläche des Zapfens über die laterale Gonadenwand. Sie verlieren bald ihre Wandung, so dass das Blut sich zwischen den Hauptrinnen lacunenartig über die ganze Oberfläche der Gonade ausbreitet. Nach aussen ist dieser Blutmantel durch ein die Gonade eng umhüllendes Epithel abgeschlossen. Günstige Schnitte in beliebiger Richtung und Lage lassen den Blutmantel erkennen (Taf. 1, Fig. 11a u. b; Taf. 2, Fig. 14).

Wie ich schon bemerkt habe, liegt der Nabel nicht ganz in der Mitte der Medianseite der Gonade, sondern ist etwas nach oben verschoben. Da demnach auch der Zapfen nicht ganz central liegt, so muss der obere Theil des Organs, der im Uebrigen dem untern spiegelbildlich gleich wäre, von kleinern Dimensionen sein als der untere. Wie die Figuren zeigen, ist er das in allen seinen Theilen. Gonadenwand, Gonocöl, auch die obere Narbe sind kleiner als die entsprechenden der ventralen Hälfte angehörenden Theile. Der Verlauf der Entwicklung wird dieses Verhalten erklären.

Betrachten wir nun an den Querschnitten Fig. 11a u. b und

dem nach einem ältern Stadium gezeichneten Schema Fig. 20 (Taf. 3) das Ovar in seiner Beziehung zur Genitalkammer. Wir haben hier vor allem auf die die Gonade bildenden und umhüllenden Epithelien zu achten, und um sie aus einander halten zu können, empfiehlt es sich, für dieselben feststehende Bezeichnungen einzuführen.

Die Genitalkammer, welche aus dem untern Theil des zugehörigen Urwirbels hervorgegangen ist, besitzt eine Wand aus der Bindesubstanz, die das ganze Segment umhüllt; ihre innere Fläche ist von einem Epithel ausgekleidet, das ursprünglich mit dem parietalen Epithel des Muskelsegments zusammenhing. Ich bezeichne dieses Epithel als Wandepithel der Genitalkammer. Während die Genitalkammer sich dorsal, lateral und ventral an die Körperwand anlehnt, und zwar in dem Winkel zwischen Seiten- und Bauchmusculatur, wölbt sich ihre mediale Wand gegen den Peribranchialraum vor, die dem gemäss auf ihrer äussern Fläche von dessen Epithel überzogen ist. In der Genitalkammer liegt, an ihre mediale Wand fest angeschmiegt, doch nur am Nabel in unmittelbarer Verbindung, die Gonade. Schon bei flüchtiger Betrachtung fällt auf, dass dieselbe innerhalb der Genitalkammer von einer zarten Hülle locker umgeben ist, die vor allem auf der lateralen Seite, wo sie weit abgehoben ist, in die Augen fällt. Gonadenwand und diese Hülle, die ich im Folgenden als G o n a d e n h ü l l e bezeichnen werde, verhalten sich etwa wie Entoblast und Ektoblast einer Gastrula oder wie die innere und äussere Schicht einer secundären Augenblase; die Gonadenhülle geht nämlich an dem die mediale Gonocölöffnung umgebenden Rande der Gonadenwand in diese über, ähnlich, wie bei der Gastrula der Ektoblast in den Entoblast oder wie die Pigmentschicht in die Retina einer Augenanlage übergeht. Den Raum zwischen Gonadenhülle und Gonade, der, wie schon Schneider (1879) bemerkt, von einer gerinnenden Flüssigkeit erfüllt ist, die aber nicht mit Blut zu verwechseln ist, nenne ich P e r i g o n i a l h ö h l e. Auf der schematischen Fig. A 1 (S. 14), die ein sehr jugendliches Stadium darstellt, aus dem das hier besprochene erst durch eine Reihe von Umbildungen entsteht, ist das Verhalten von Hülle und Gonadenwand ersichtlich.

Wie aus der Lagerung der Kerne hervorgeht, besteht die Gonadenhülle aus 2 Epithelblättern. Die Gonadenwand besteht ebenfalls aus 2 verschiedenwerthigen Epithelien, und zwar der Hauptsache nach aus dem mehrschichtigen Keimepithel und dann aus einem äusserst dünnen einschichtigen Epithel, das der Aussenseite der Gonade überall eng anliegt, und das wir schon bei der Erwähnung des Blutmantels ge-

streift haben, welches ich mit LANGERHANS (1876) Follikelepithel nennen werde, da aus ihm die Zellenhülle der reifen Eier hervorgeht. Das äussere Blatt der Gonadenhülle setzt sich beim Uebergang in die Gonadenwand ins Keimepithel, das innere ins Follikelepithel fort. Während mittlere Querschnitte (Taf. 1, Fig. 11a; Taf. 3, Fig. 19, 20) den Uebergang von Gonadenhülle in die Gonadenwand zeigen, lassen vor oder hinter dem Nabel geführte Schnitte (Fig. 11b) erkennen, wie das Follikelepithel, ringsum fest anliegend, das Ovar überzieht, die Gonadenhülle aber einen Sack darstellt, der das Organ locker umgiebt. Fig. 13 (Taf. 2) zeigt den Verlauf der Epithelien in der Umgebung des Längsgefässes an einem seitlichen Schnitt durch ein älteres Ovar. LANGERHANS hat diese Verhältnisse zuerst erkannt und am besten beschrieben; er kannte Follikelepithel und Gonadenhülle, welcher er musculösen Charakter zuschrieb. Ich konnte in ihr keine Muskelfibrillen entdecken, doch ist es nicht unmöglich, dass diese Hülle die Aufgabe hat, sich bei der Laichung zu contrahiren und so die Entleerung des Ovars zu bewirken.

IV. Entwicklung des Ovariums.

1. Periode. Bis zur Erreichung des definitiven Typus.

Die ersten Vorgänge in der Entwicklung der Geschlechtsorgane, ihre Bildung aus den Urgeschlechtszellen, die Herstellung der Genitalkammern bis zu einem Punkt, wo die Gonaden massive Zellenklümpchen sind, die am hintern Ende jedes Sexualsegments in nach dem Peribranchialraum vorgewölbten Säckchen liegen, hat BOVERI (1892) ausführlich beschrieben, so dass ich meine Ausführungen mit seinem letzten Stadium beginnen kann. Zum leichtern Verständniss der spätern Verhältnisse erinnere ich nur kurz an die von BOVERI beschriebenen Vorgänge. Die Urkeimzellen entstehen am ventralen Ende eines Somiten und rücken gegen sein vorderes Dissepiment. Dieses stülpen sie bruchsackartig vor und wandern in die Ausstülpung, die schliesslich an einem dünnen Stiel in das vordere Segment hinein hängt; zugleich entsteht eine Scheidewand, die den sexuellen Theil des Somiten vom Muskel trennt und so die Genitalkammer bildet. Die junge Gonade, die sich dicht an die mediale Wand der Kammer anlegt, besteht also aus einem Klümpchen von verhältnissmässig grossen Urgeschlechtszellen, das von dem Wandepithel des vorgestülpten Dissepimenttheils eng umgeben ist. Dazwischen ist Anfangs noch der Rest der Stützsubstanz des Dissepiments zu finden, welcher aber, wie

wir sehen werden, beim Wachsthum des Organs nicht mehr nachzuweisen ist. Die innere Wand der Genitalkammer ist von einem Epithel überzogen, das ursprünglich mit der Hülle der Gonade zusammenhing. Solange nämlich der Stiel der Gonade noch existirt, gehen beide Epithelien dort in einander über; nach der Resorption des Stiels aber sind sie dauernd getrennt.

Nach vollständiger Ausbildung der Genitalkammern zeigen Querschnitte ein Bild, wie es Boveri auf fig. 12 wiedergiebt, nur muss man sich die Scheidewand *w* geschlossen denken (Fig. 1c). Die Keimzellen sind gross, mit sehr grossem, aus einem zarten Gerüst aufgebautem Kern, der Anfangs noch keinen Nucleolus enthält; das Hüllepithel ist ausserordentlich dünn und, wenigstens bei dem conservirten Material, nur durch die kleinen, länglichen, stark färbbaren Kerne zu erkennen, die im günstigsten Fall durch eine zarte Linie verbunden sind. Darunter lässt sich oft der Rest der Stützsubstanz als homogene Schicht erkennen. Den Hüllepithelkernen ähnliche stark gefärbte Kerne liegen zwischen den grosskernigen Keimzellen eingestreut; sie sind bis in die spätern Entwicklungsstadien zu verfolgen, im reifenden Ovar aber nicht mehr zu finden. Das Längsgefäss verläuft dorsal von der Gonade in dem Winkel zwischen medialer Wand des Muskelsegments und der vorgewölbten Kammerwand.

Bei Beginn des Wachsthums bildet sich in der Gonade ein centraler Spalt, die Anlage des Gonocöls, so dass aus dem Zellenklümpchen ein Bläschen wird. Anfangs umgeben die Keimzellen das Lumen in einer Schicht; später wird das Keimepithel mehrschichtig. Fig. 1a—e geben eine Querschnittserie durch eine junge Gonadenanlage wieder; sie stammt aus einem Thier von 11 mm. Das Längsgefäss ist sehr deutlich zu sehen; der Mittelschnitt Fig. 1c zeigt ausserdem den davon abzweigenden, nach den Muskeln hinziehenden Gefässast im Längsschnitt. Der in Fig. 1a nach unten führende Zipfel des sonst dreieckigen Querschnitts des Längsgefässes hat keine weitere Bedeutung; hier macht das Gefäss, vielleicht in Folge von Schrumpfung, eine kleine Krümmung nach unten und ist in Folge dessen schief geschnitten. Ob diese Gonade noch durch den ursprünglichen Stiel mit der Hinterwand der Genitalkammer in Verbindung steht, ist aus den Schnitten nicht zu entnehmen. Der letzte Schnitt, Fig. 1e, zeigt bei hoher Einstellung die äussersten Theile der Keimzellen, bei mittlerer eine Anzahl kleiner Kerne, die theils der Gonadenwand, theils deren Hülle, theils der Wand der Genitalkammer angehören; ob aber eine Verbindung zwischen beiden besteht, ist nicht zu sagen, da die Gonade

der Hinterwand fast anliegt. Es ist mir selten genug geglückt, die Existenz des Stiels nachzuweisen. Deutlich sah ich ihn auf einigen Querschnitten durch ein Thier von 13 mm; er bestand dort aus einem sehr dünnen Epithelband, das von der Gonade nach der hintern obern Wand der Genitalkammer führte. Das Bild machte fast genau den Eindruck, den Burchardt (1900, p. 769) beschreibt. Auf spätern Stadien findet sich aber keine Spur dieses Stiels mehr, er ist vollständig geschwunden. Was das Gebilde ist, in dem Burchardt bei geschlechtsreifen Thieren den Stiel zu erkennen glaubte, ist mir daher unklar.

Legros (1895) giebt an, dass schon jetzt aus der excentrischen Lage des Spalts das Geschlecht der Gonade zu erkennen sei; liege er lateralwärts, so gehöre sie einem Männchen, liege er medial, einem Weibchen an. Die Testikel habe ich nicht untersucht. Bei den weiblichen Gonaden verschiebt sich das Gonocöl in der That nach der Medianseite, indem hier die Wand des Bläschens zu schwinden beginnt. Querschnitte (Fig. 5) zeigen die Verdünnung der Medianwand der Gonaden. Diese öffnet sich schliesslich ganz, so dass also die Gonade ungefähr die Gestalt der Cupula einer Eichel annimmt (Fig. 6, 7). Es war mir nicht möglich, alle Einzelheiten bei der Cupulabildung zu verfolgen und zu entscheiden, in welchem Zusammenhang sie mit dem Auftreten der Narbe stehen, die wir jetzt zum ersten Mal vorfinden.

Der Oeffnung der Cupula gegenüber zeigt nämlich die Wand der Genitalkammer, welche hier allein das Gonocöl gegen den Peribranchialraum abschliesst, eine Verdickung, die wie ein Deckel auf die Oeffnung der Cupula passt. Das ist die Anlage der untern Narbe, die gleichzeitig mit dem Schwinden der medialen Gonadenwand entsteht (Fig. 6, 7). Solange diese noch geschlossen ist, zeigt das Wandepithel der Genitalkammer an dieser Stelle das gewöhnliche Bild, das in nichts von dem der übrigen Theile der Wand abweicht (Fig. 1c). Auf die Frage der Entstehung der Narbe werde ich später zurückkommen.

Mit der medialen Gonadenwand verschwindet auch ihr Hüllepithel, das sich mit dem Rand der Cupula zurückzieht, an welchem es mit dem Keimepithel in dauerndem Zusammenhang bleibt. Wie Fig. 5, 6 und 7 zeigen, beginnt das Hüllepithel sich im ganzen übrigen Umfang der Gonade mit dem unter ihm liegenden Rest der Stützsubstanz abzuheben. Dabei zeigt sich, dass die innere Fläche der Stützsubstanz

ebenfalls einen Epithelbelag enthält, dass also die sich abhebende Hülle, die zur Gonadenhülle wird, zweischichtig ist. Zugleich finden wir auch jetzt noch der Gonadenwand dicht aufgelagerte Kerne, die also zur Gonade in demselben Verhältniss stehen, wie in den frühesten Stadien (Fig. 1c) die Kerne des Hüllepithels, und die das Follikelepithel darstellen. Die histologischen Verhältnisse sind hier äusserst minutiös, und es ist unmöglich, die Bildung von Follikelepithel und Gonadenhülle und die Abhebung dieser letzten bis ins Kleinste zu verfolgen. Doch scheint mir der Vorgang so aufzufassen zu sein, dass die kleinkernigen Zellen, welche später die Epithelien bilden, sich aus dem Keimepithel differenziren und sich zwischen Stützsubstanzrest und Keimepithel in zwei Schichten legen; dass dann durch Dehiscenz diese beiden Schichten getrennt werden, die äussere sich fest an den Rest der Stützsubstanz legt und zum innern Blatt der sich nun abhebenden Gonadenhülle wird, die innere aber auf dem Keimepithel aufgelagert bleibt und zum Follikelepithel wird. Aus dem durch Dehiscenz entstandenen Spaltraum geht die Perigonialhöhle hervor.

Das Längsgefäss, das wir Anfangs in dem Winkel zwischen medialer Kammerwand und der Wand der Muskelsegmente verlaufen sahen, ist durch Verschiebungen, die durch das Wachsthum der Genitalkammer bedingt sind, so weit herabgerückt, dass es sich medial vor den obern Rand der Cupula legt (Fig. 4, 6, 7). Ist dies geschehen, so biegt sich derselbe aufwärts, legt sich fest an die laterale Wand des Längsgefässes an und nimmt einen Gefässast auf, welcher vom Längsgefäss zwischen Keim- und Follikelepithel dringt, nachdem er das äussere Blatt der jetzt schon weit abgehobenen Gonadenhülle durchbohrt hat, während das innere dorsal des Gefässastes in das Follikelepithel übergeht (Fig. 8 u. 9). So ist der Nabel gebildet, also am dorsalen Ende der Gonade, während er sich schliesslich durch die Entwicklungsvorgänge, die wir gleich kennen lernen werden, in der Mitte des Organs befindet. Die umstehenden Figuren sollen in schematischer Weise das Eindringen des ersten Ovarialgefässes erläutern. Fig. A 1 stellt eine Cupula dar, bei der der Deutlichkeit halber Gonadenhülle und Follikelepithel schon fertig gebildet dargestellt sind, während dieser Zustand in Wirklichkeit erst dem in Fig. A 2 gegebenen Schema entsprechen würde. Am Rande der Cupula ist der Uebergang von Gonadenhülle und Gonadenwand gezeichnet, und zwar in der deutlichen Weise, wie es erst ältere Gonaden (Taf. 3, Fig. 16 u. 21) erkennen lassen, hauptsächlich deswegen, weil dort die be-

deutend grössern Organe eine mikroskopische Analyse ermöglichen. Das äussere Blatt der Gonadenhülle geht am Cupularand in das Keimepithel über, das innere schlägt sich ins Follikelepithel um. Das Längsgefäss verläuft am obern Rande der Gonade. Auf Fig. A 2 hat sich dieser an die laterale Gefässwand angelehnt, das Follikelepithel hat sich abgehoben und zwischen sich und das Keimepithel das erste Ovarialgefäss aufgenommen. Das Blut ergiesst sich frei zwischen Keim- und Follikelepithel und wird am Cupularand, wie Fig. A 2 unten zeigt, durch das äussere Blatt der Gonadenhülle, das dort mit

Fig. A 1.

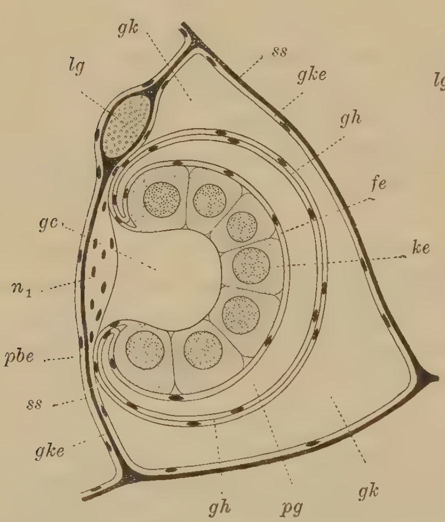


Fig. A 2.

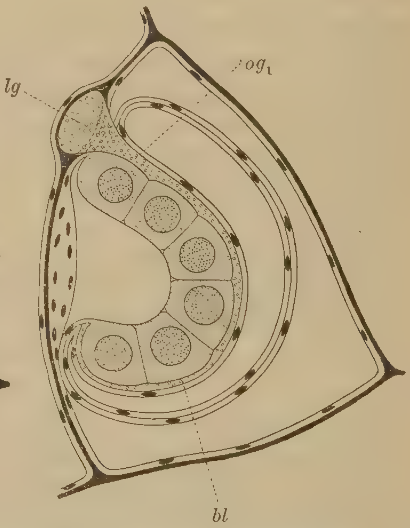


Fig. A 1. Schematischer Mittelschnitt durch eine Gonade des Cupulastadiums. Die Gonadenhülle ist vollständig abgehoben gezeichnet, um den Uebergang der beiden Blätter der Gonadenhülle in Keim- und Follikelepithel zu zeigen.

Fig. A 2. Mittelschnitt durch eine vorgeschrittene Cupula nach dem Eindringen des ersten Ovarialgefässes. Schematisch. Vergr. ca. 1800 : 1.

bl Blutlacunen, *fe* Follikelepithel, *gc* Gonocöl, *gh* Gonadenhülle, *gk* Genitalkammer, *gke* Epithel derselben, *ke* Keimepithel, *lg* Längsgefäss, n_1 Narbe, og_1 erstes Ovarialgefäss, *pbe* Peribranchialepithel, *pg* Perigonialraum, *ss* Stützsubstanz.

dem Keimepithel zusammenhängt, von dem Aussenraum abgeschlossen. Am Nabel ist durch gerissene Linien der Verlauf der Epithelien vor und hinter dem Ovarialgefäss angedeutet. Mit der Bildung des Nabels ist ein wichtiger Abschnitt in der Entwicklung der Gonade erreicht: das Organ ist an das Blutgefässystem angeschlossen und die directe Ernährung durch das Blut hat begonnen.

Betrachten wir zum weitern Studium des Entwicklungsverlaufs

Fig. 10, einen mittlern Querschnitt durch ein Ovar eines 24 mm langen Thieres, so finden wir, abgesehen von der Grösse und von Einzelheiten, im Wesentlichen keinen Unterschied im Vergleich zu Fig. 8. Wäre der Schnitt ganz richtig geführt, so würde das Blut nach aussen überall nur durch Follikelepithel begrenzt und zeigte nichts anderes als Fig. 8 oder Fig. A 2. Eine Flächenansicht (Taf. 2, Fig. 12a), die ein Ovar desselben Thieres darstellt, zeigt uns aber ein ganz anderes Bild als die frühern Stadien und erklärt uns zugleich die auffallende Aehnlichkeit der Figg. 8 und 10. Wir sehen hier, dass die Cupula, die sich früher schon (Fig. 4) in der Längsrichtung etwas gestreckt hatte, vor und hinter dem Nabel Lappen aufwärts getrieben hat, welche zwischen sich einen vom Nabel dorsal und etwas rückwärts verlaufenden Spalt einschliessen. Wir haben hier die „hufeisenförmig gekrümmten Säckchen“ LANGERHANS' (1876) vor uns, was Messungen bestätigen[1]). Wenn LEGROS (1895, p. 489) zu seiner fig. 2 bemerkt: „c'est là le stade ‚en fer à cheval‘ (sur la coupe) observé par LANGERHANS“, so stimmt das schon in so fern nicht mit LANGERHANS' Angaben, als dieser seine Stadien nicht nach Querschnittsbildern (coupe) benennt, sondern nach dem Aussehen der Totalpräparate; ausserdem aber stellt LEGROS' Figur ein viel älteres Stadium dar, das etwa dem in Fig. 19 (Taf. 3) wiedergegebenen entspricht.

Eine genauere Untersuchung unseres Hufeisenstadiums erklärt zunächst, dass Querschnitte, die wie Fig. 10 durch den dorsalen Spalt gelegt sind, ein Bild ergeben müssen, das Mittelschnitten durch frühere Stadien, bei denen der Nabel schon gebildet ist, ähnlich ist. Schnitte vor oder hinter dem Nabel aber sind von entsprechenden durch Gonaden des in Abschnitt III beschriebenen Stadiums (Fig. 11b) nicht zu unterscheiden.

Fig. 12b u. c (Taf. 2) stellen horizontale Längsschnitte durch die in Fig. 12a in der Gesammtansicht wiedergegebene, vor der Verarbeitung zu Schnittserien gezeichnete Gonade dar. Der eine Schnitt (Fig. 12c) verläuft in der Höhe der Narbe. Wir erkennen hier im Wesentlichen das Bild der Cupula wieder, die nur von der lateralen Seite her durch das erste Ovarialgefäss etwas eingebuchtet erscheint. Deutlich zeigt sich die hier sehr hoch gewölbte Narbe, die Gonadenhülle und ihr Uebergang in die Gonadenwand. Der andere Schnitt (Fig. 12b) liegt in der Höhe des Längsgefässes und des Nabels. Hier sind vom Ovar

---

1) LANGERHANS, p. 327: 0,09 : 0,1 bis 0,16 : 0,16 mm. Zwei beliebig gewählte Gonaden ergaben die Maasse: 0,09 : 0,13 und 0,10 : 0,18 mm.

die 2 aufwärts wachsenden Lappen einzeln getroffen, die durch den Spalt getrennt sind. Vom Nabel aus zweigen 2 Gefässe ab, je eines in den vordern und hintern Lappen; fast auf der ganzen Peripherie der Gonadenwand zeigt sich der Blutmantel. Gonadenhülle und ihr Umschlag sind deutlich zu erkennen. Zu beachten ist, dass das Follikelepithel den ganzen Spalt bis zum Nabel auskleidet. Der Spalt ist medial eng und erweitert sich nach aussen nach Maassgabe der Wölbung der lateralen Gonadenwand.

Die Figg. 2a u. b, 3, Längsschnitte durch Gonaden 16—18 mm langer Thiere, zeigen, wie sich aus der Cupula das eben beschriebene typische Hufeisen entwickelt. Fig. 2a u. b sind auf einander folgende Schnitte durch eine Gonade; Fig. 3 gehört einer andern Gonade an, schliesst sich aber ventral gut an die beiden andern an. Dieser letzte Schnitt unterscheidet sich nur in der Grösse von einem Cupulalängsschnitt. Der Zwischenraum zwischen Gonade und Kammerwand scheint durch Schrumpfung entstanden zu sein, wodurch sich aber deutlich zeigt, dass Narbe und Gonadenwand nicht mit einander zusammenhängen; auch lässt sich in Folge der künstlichen Abhebung der Uebergang von Gonadenhülle in Gonadenwand leichter verfolgen. Gehen wir in der Schnittreihe höher, so treffen wir in der Höhe des Nabels zuerst auf Schnitte wie Fig. 2b, wo das erste Ovarialgefäss getroffen ist; bei hoher Einstellung zeigt sich dies am Nabel, beim Senken des Tubus lässt es sich in lateraler Richtung verfolgen, wo es vorher durch Kerne des Follikelepithels bedeckt war; dieser Verlauf lateral-ventral ergab sich schon aus den Querschnittsbildern Fig. 8 und 10. Während aber auf einem Horizontalschnitt durch ein früheres Stadium, z. B. einem Fig. 8 entsprechenden, seitlich von dem ersten Ovarialgefäss, nicht viel Gonadenwand zu erwarten wäre, zeigen sich auf unserm Schnitt vor und hinter diesem Gefäss schon die Kuppen der aufwärts wachsenden Gonadenlappen angeschnitten, die auch auf dem höchsten der 3 Horizontalschnitte (Fig. 2a) noch zu sehen sind. Dieser Schnitt zeigt an Stelle des ersten Ovarialgefässes den Spalt und diesen begrenzend 2 weitere Gefässe, die vom Nabel aus in die Gonade eindringen. Weiteres Wachsthum der sich hier erst wenig über den Nabel erhebenden Gonadenlappen und eine Vergrösserung der ganzen Anlage führt schliesslich zu dem typischen, in Fig. 12a und den zugehörigen Schnitten dargestellten Hufeisen.

Die Gonaden, die diese Bilder geliefert haben, waren von einer geradezu schematischen Einfachheit; die Figuren sind getreue Wiedergaben der mikroskopischen Bilder. Durch diese wurden die Ergeb-

nisse der Untersuchung, zu denen ich vorher mit vielen Schwierigkeiten an andern Präparaten gelangt war, bestätigt. Denn in der Regel liefern die Gonaden des Hufeisenstadiums keine so klaren Bilder. Die Umwachsung des Nabels findet häufig schon bei viel kleinern Gonaden statt, das Gonocöl ist nicht so ausgeprägt, und vor allem ist meist durch die beginnende und manchmal schon recht weit vorgeschrittene Faltung des Keimepithels das Bild complicirt und auf Schnitten nur schwierig zu analysiren. Unter einigen von Neidert und 9 von mir präparirten Amphioxus-Weibchen des Hufeisenstadiums besass ein einziges die grossen und einfachen Gonaden, nach denen die Figuren angefertigt wurden. Beistehende Figur B zeigt ein Hufeisen mit starker Faltung, das aber noch keines der complicirtesten ist.

Vergleichen wir die Figg. 10 u. 11a (Taf. 1), so finden wir, dass bei Fig. 10 die obere Hälfte der Fig. 11a fehlt oder umgekehrt, dass wir den Mittelschnitt des Hufeisenstadiums spiegelbildlich zu ergänzen haben, um den Mittelschnitt der Grundform zu erhalten, von der ich bei der Beschreibung ausgegangen war (Abschnitt III). Die Totalansicht Fig. 12a (Taf. 2) lehrt uns, dass dies geschieht, wenn der Spalt sich schliesst und die beiden nach oben gezogenen Gonocölflügel sich über dem Nabel in einander öffnen. In der That ist dies der Gang der Entwicklung. In Fig. 12b erkennen wir in den den Spalt einschliessenden Theilen der Gonadenwand den Zapfen, und in Fig. 10 (Taf. 1) finden wir den ventralen Theil desselben als den Theil der Gonadenwand, welcher den Nabel bildet. Nur die dorsale Zapfenwand fehlt noch zur Vervollständigung des Zapfens, und um den Hufeisenspalt in die Zapfenhöhle zu verwandeln.

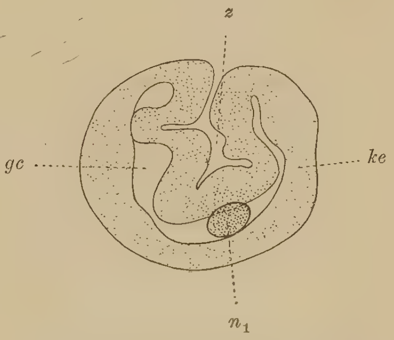


Fig. B. Schematischer Sagittalschnitt durch eine Gonade im Hufeisenstadium mit starker Faltung. *gc* Gonocöl, *ke* Keimepithel, *z* Hufeisenspalt, n_1 Narbe (medial der Schnittebene).

Durchmustert man die Gonadenreihe eines Amphioxus, dessen Ovarien sich im vorgerückten Hufeisenstadium befinden, so kann man unter günstigen Verhältnissen die Verwachsung des Spalts verfolgen. Es zeigt sich hierbei, dass dieselbe von der Medianseite her dorsal beginnt und lateral fortschreitet. So findet man bei Totalpräparaten

bei einem Thier (ausser Gonaden, welche, wie Fig. 12, einen noch freien Spalt zeigen, solche, bei denen in den dorsalen Theil des Spalts Zellen eingewandert sind; weiter vorgeschrittene Ovarien zeigen bei hoher Einstellung keinen Spalt mehr, sondern dorsal vom Nabel eine massive Zellenmasse, während bei tiefer Einstellung der Spalt wieder erscheint, und schliesslich sind Gonaden zu finden, bei denen der Spalt völlig verwachsen ist, die in den Gonadenlappen aufwärts gewachsenen Flügel des Gonocöls sich vereinigt haben und die mediale Oeffnung desselben, deren Entstehung ventral die Bildung der Cupula veranlasst hatte, vor und hinter dem Nabel hinaufgewachsen ist und über demselben eine der untern entsprechende grössere Oeffnung der medialen Gonadenwand gebildet hat, der gegenüber sich nun an der Kammerwand eine obere Narbe der untern entsprechend anlegt.

Während die Gonadenlappen aufwärts wachsen und sich endlich dorsal vom Nabel vereinigen, nimmt die Zahl der vom Nabel in die Gonade führenden Ovarialgefässe, von denen wir in den Figg. 2a u. b 3 gezählt haben, zu, so dass schliesslich, nach beendeter Verwachsung, 4—5 Gefässe vom Längsgefäss in das Ovarium führen. Sie dringen alle am Nabel zwischen Keim- und Follikelepithel und führen nach der lateralen Gonadenwand. Hiermit ist die im Abschnitt III beschriebene Grundform erreicht, die in Fig. 15 (Taf. 2) in der Totalansicht wiedergegeben ist. Wie sich hier und auf Schnitten zeigt, und früher schon erwähnt wurde, sind die obern Theile der Gonade immer kleiner als die entsprechenden untern. Da diese bedeutend früher angelegt waren und während der Bildung der andern an Grösse zunehmen konnten, so erklärt sich dieses Verhalten; wenn man bedenkt, dass die von jetzt ab sich bedeutend und rasch vergrössernde Gonade ventral gegen die nachgiebige Bauchdecke günstigere Raumbedingungen findet, also dorsal in dem engen, keilförmigen Raum zwischen Seitenwand und Kiemendarm (bezw. Leberschlauch, so erklärt sich weiter, dass dieses Verhältniss bis zur vollständigen Reife der Gonade erhalten bleibt.

Alle nun folgenden Veränderungen in der Gestalt des Organs lassen sich auf die Grundform zurückführen; sie sind vor allem durch die Bildung, das Wachsthum und die Reifung der Eier bedingt.

2. Periode. Weitere Ausbildung bis zur Reifung.

Das Keimepithel beginnt sich zu falten, eine Erscheinung, die einerseits in der Nothwendigkeit der Flächenvergrösserung, andrer-

seits in der Enge der Genitalkammer ihren Grund hat. Die Faltung beginnt meist, bevor die Verwachsung der Gonadenlappen ganz durchgeführt ist. Schon im Hufeisenstadium (Fig. B, Seite 17), besonders aber in den folgenden, erscheint der Querschnitt der Zapfenwand nicht kreisförmig, sondern gebuchtet, und stellt man sich an Totalpräparaten einen optischen Schnitt her, der nahe der lateralen Wand des Gonocöls liegt, so erhält man oft ein Bild, das im Allgemeinen dem in Fig. 14 (Taf. 2) dargestellten entspricht, bei dem aber das Gonocöl durch quere Brücken im Schnitt getroffenen Keimepithels unterbrochen ist, die von der Innen- zur Aussenwand der Gonade verlaufen; diese Brücken sind Falten der lateralen Gonadenwand, die mit denen des Zapfens in unmittelbarem Zusammenhang stehen. Die Falten beginnen also in der Nähe des Nabels, verlaufen an der Zapfenwand lateralwärts und gehen dann in die laterale und schliesslich äussere Wand der Gonade über. So kommt ein radiales Faltensystem zu Stande, das an der lateralen Gonadenwand, wo, wie leicht verständlich, die günstigsten räumlichen Bedingungen dazu sind, am tiefsten ist, am Zapfen aber und der äussern Wand sich medialwärts verflacht, so dass man am Nabel und dem denselben umgebenden freien Rande der Gonade keine Falten findet (Taf. 3, Fig. 20). Legros (1895) nennt die Faltung „surtout longitudinal"; es scheint, dass er nur Querschnitte, nicht aber auch horizontale Längsschnitte vor sich hatte, die ihm bezüglich der Faltung dasselbe Bild wie die Querschnitte gezeigt und bewiesen hätten, dass die Faltungen nach allen Richtungen gleichmässig, also radial verlaufen. Totalpräparate zeigen diese Verhältnisse im Zusammenhang und sind deshalb zur allgemeinen Orientirung von grossem Werth.

Mit der Vergrösserung des Organs nehmen die Falten an Zahl und an Tiefe zu, auch bekommen sie seitliche Verästelungen, die an der lateralen Gonadenwand auftreten, wo die Hauptstämme, die am Zapfen eng neben einander herliefen, divergiren. Die Serie Fig. 22, 23 (Taf. 4), Fig. 28, 29 (Taf. 5) stellt Längsschnitte durch ein 36 mm langes Thier dar, die sagittal, aber etwas geneigt geführt sind, so dass die schief im Peribranchialraum liegenden Ovarien tangential zu ihrer medialen Oberfläche getroffen wurden. Die Uebersicht ist hier allerdings durch die Eier, die aus dem Keimepithel herausgetreten sind, erschwert; doch lassen sich die Falten in ihrem Verlauf sicher verfolgen, da sich ihre Wände nicht berühren und der Zwischenraum nur locker von den Eiern erfüllt ist, die sich hineingedrängt haben; sieht man von diesen ab, so zeigt sich das deutliche Bild der vom Keimepithel begrenzten Falten. Zur grössern Uebersichtlichkeit ist

in den Figuren dieser Serie das Gonocöl gelb getönt. Verfolgen wir die Serie vom Nabel lateralwärts, so finden wir auf Schnitten, welche dicht unter dem Nabel verlaufen, leicht verständliche Bilder. Auf Fig. 23 haben wir das von früher bekannte Bild der zwei concentrischen Kreise etwas modificirt vor uns; die äussere Wand ist dorsoventral in die Länge gezogen, im Innern sehen wir den beinahe noch kreisförmigen Schnitt durch den Zapfen, in dessen Wand die Querschnitte durch die in die Gonade führenden Ovarialgefässe zu finden sind. Die Faltung ist in dieser Höhe noch gering; dagegen zeigt Fig. 28 schon eine auffallende Faltung des Zapfens und der äussern Wand. Mit Fig. 29 kommen wir in den Bereich der lateralen Falten. Wir stellen uns diese am besten als die weiter geführten Falten des Zapfens vor, die auf Fig. 28 begonnen hatten; dann können wir in der Mitte des Schnitts einen grössern, allerdings mit Eiern ausgefüllten Raum erkennen, der der ursprünglichen Ausdehnung des Zapfenhohlraums entspricht. Von diesem Centralraum zweigen sich, durch Keimepithel begrenzt, Aeste nach dem Perigonialraum ab, von denen wir auf Fig. 29 vier durchgehende und einige durch das Gonocöl noch unterbrochene erkennen können, welche das Gonocöl in einzelne getrennte Theile zerlegen. Noch weiter lateral verlaufende Schnitte zeigen die Verästelungen der Falten, die auf Fig. 29 schon angedeutet sind, noch deutlicher. Da die Eier, wie wir gleich sehen werden, nach aussen aus dem Keimepithel herauswachsen, so erkennt man die dem Perigonialraum und Zapfenhohlraum zugehörige Seite der Falte auch daran, dass sie die Eier enthält, während die dem Gonocöl zugekehrte aus dem unentwickelten Keimepithel besteht.

Aus dem radialen Verlauf der Falten erklärt sich, dass mittlere Querschnitte ein verhältnissmässig einfacheres Bild zeigen als seitliche; denn diese schneiden die Falten quer (Legros, 1895, fig. 2), während jene in der Richtung der Falten verlaufen und in der Regel nur in der Zapfengegend die Falten tangential anschneiden (Taf. 3, Fig. 19). Die seitlichen Schnitte zeigen übrigens, wie auch Legros beschreibt und in fig. 2 zeichnet, dass in der Tiefe der Falten die Hauptbahnen des das Ovar versorgenden Blutes verlaufen; dieses sind keine wirklichen Gefässe, sondern offene, tiefe Rinnen, die, ohne Endothel, das sie nach ihrer Abzweigung aus dem Längsgefäss nur eine kurze Strecke weit besitzen, auf der Aussenseite des Keimepithels verlaufen und gegen den Perigonialraum nur durch das Follikelepithel abgeschlossen sind (Taf. 3, Fig. 17). So kommt die höchst eigenthümliche

Einrichtung zu Stande, dass das Blut, welches das Ovar ernährt, zwar in bestimmten Bahnen eindringt, aber überall von diesen aus zwischen Keim- und Follikelepithel dringen und so den Blutmantel bilden kann, der das Keimepithel und die aus ihm hervorgehenden Oocyten von aussen mit Nahrung versorgt.

V. Entwicklung der Eier.

Wir müssen nun wieder etwas zurückgehen, um die Entwicklung der Oocyten zu verfolgen. Von den Oogonien differenziren sich, zuerst im Hufeisenstadium (Fig. 3, Taf. 1, und Fig. 24, Taf. 4), einige zu Oocyten; der Kern wird heller als das Protoplasma, und es tritt ein Anfangs central gelegener Nucleolus auf. In Fig. 12a—c (Taf. 16) sehen wir schon deutlich einige Zellen mit grossem hellen Kern, der einen stark gefärbten Nucleolus besitzt. Die Oocyten treten zuerst an der äussern Seite des Keimepithels auf und beginnen sich den Oogonien gegenüber bedeutend zu vergrössern (Taf. 1, Fig. 11a u. b; Taf. 3, Fig. 16, und Taf. 4, Fig. 25). Sie besitzen ein sehr feinkörniges Protoplasma, das zu einem zarten, engmaschigen Gerüst angeordnet ist. Ihr heller Kern hat ebenfalls einen gerüstförmigen Bau, doch sind hier die Maschen viel weiter als an der Plasmasubstanz. An der Peripherie ist die den Kern bildende Substanz dichter und bildet so eine den Kern gegen das Plasma deutlich abgrenzende Rindenschicht. Der intensiv gefärbte Nucleolus erscheint homogen; er umschliesst eine farblose, stark lichtbrechende Vacuole, die häufig excentrisch liegt, ein Verhältniss, das bei Eiern aller Stadien zu constatiren und für die nahezu reifen Oocyten auch von Van der Stricht (1896) angegeben wird. Bei reifenden Oocyten, wo die Vacuole fast den ganzen Raum des grossen Nucleolus einnimmt, zeigt sie die Lichtbrechung nicht mehr, sondern hat einen äusserst feinkörnigen, schwach gefärbten Inhalt. Johannes Müller (1842) hat mit seinem bewundernswerth scharfen Auge die Structur der Ovarialeier zuerst erkannt und beschreibt sie mit wenig Worten: „Jeder Dotter enthält ausser sehr kleinen Dotterkörnchen sein Keimbläschen mit einem einzigen, immer sehr deutlichen Keimfleck, der selbst bläschenartig aussah“ (p. 103).

Eine Hülle besitzen die jungen Oocyten, wie schon Langerhans (1876) constatirt hat, nicht. Legros' Angaben (1895, p. 489) über die Bildung einer solchen aus Zellen des Keimepithels kann ich nicht bestätigen.

Während die ersten Eianlagen an Grösse zunehmen, bilden sich im Innern des Keimepithels immer neue Zellen zu Oocyten um. Die Oocyten haben die Tendenz, nach der Peripherie zu rücken, und sind in Folge dessen in der äussern Schicht des Keimepithels zu finden, während die innern Epithellagen zum Theil noch aus indifferenten Keimzellen, zum Theil aus solchen bestehen, die in der Differenzirung zu Oocyten begriffen sind. Die älteren Oocyten halten sehr bald in ihrem Wachsthum mit der Flächenvergrösserung der Gonadenwand gleichen Schritt, so dass sich keine neuen mehr zwischen sie drängen können. Da die an der Oberfläche befindlichen Oocyten allein mit dem Blutmantel in inniger Verbindung stehen, so erklärt sich hieraus vielleicht der Umstand, dass diese sich gegenüber den tiefer liegenden bedeutend vergrössern und in reifen Ovarien ausser normal entwickelten Oocyten nur solche anzutreffen sind, die in der Grösse sehr zurückgeblieben sind. Dabei ist der Umstand auffallend, dass diese kleinen Oocyten in der histologischen Entwicklung hinter den normal heranwachsenden nicht zurückbleiben, so dass man daraus schliessen könnte, dass die Disposition zur Entwicklung im Innern der Zellen liegt und diese nicht durch äussere Umstände, wie vor allem Nahrungszufuhr, bedingt wird. Was aus diesen klein gebliebenen Oocyten wird, ob sie mit den reifen Eiern als befruchtungsunfähige Rudimente entleert werden, wobei sie zwischen den abgehenden reifen Eiern zu finden sein müssten, oder ob sie in der folgenden Laichperiode zu reifen Eiern auswachsen, wird sich nur am laichenden Thier constatiren lassen. Fig. 30 (Taf. 5) zeigt eine solche Oocyte aus einem nahezu reifen Ovar, die, wie ein Vergleich mit Fig. 25 (Taf. 4) zeigt, nur die Grösse ganz junger Oocyten besitzt, aber in der histologischen Ausbildung ganz der in Fig. 31 wiedergegebenen entspricht.

Die jungen Oocyten, die zuerst noch ganz im Keimepithel stecken, wachsen bei ihrer Vergrösserung nach aussen, so dass die Aussenwand des Ovars traubig wird; dabei drängen sie das Follikelepithel und den unter diesem befindlichen Blutmantel hinaus und erhalten auf diese Weise auf ihrer freien Seite eine Kappe von Blut (Taf. 4, Fig. 26); je grösser sie werden, desto mehr drängen sie sich heraus, und desto grösser wird die von Blut umspülte Fläche, so dass das günstige Ernährungsverhältniss mit ihrer Grösse wächst. Schliesslich hängen die Ocyten nur noch an einer schmalen Stelle mit dem Keimepithel zusammen; ihre ganze übrige Oberfläche ist von einer Blutschicht umgeben, die nach aussen durch das Follikelepithel begrenzt

wird (Taf. 3, Fig. 19—21, und Taf. 5, Fig. 27). Auf Schnitten, die die Ansatzstelle der Oocyten an das Keimepithel nicht treffen, ist demnach eine solche von einer rings geschlossenen Hülle umgeben, die aus Blut und dem dasselbe umschliessenden, durch seine Kerne deutlich kenntlichen Follikelepithel besteht. Schnitte dagegen, die bei zwei benachbarten Oocyten die Ansatzstelle treffen, zeigen deutlich, dass die Blut- und Epithelhülle hier die Zelle verlässt, in dem Zwischenraum zwischen 2 Oocyten längs des Keimepithels verläuft und sich dann auf die Nachbaroocyte umschlägt, ein deutlicher Beweis dafür, dass die Hülle ursprünglich nicht den Eiern, sondern der ganzen Gonade angehört. Dass die zwischen Follikelepithel und Oocyte liegende Schicht wirklich Blut ist, zeigt sich ausser durch den Entwicklungsverlauf auch da, wo diese Schicht unmittelbar in die grössern und unzweifelhaften Bluträume übergeht, die in der Tiefe der Furchen verlaufen.

Unterdessen haben die Oocyten auch bedeutende innere Umwandlungen durchgemacht. Der Kern hat sich vergrössert, ohne seinen histologischen Bau zu ändern. Die Vacuole des Nucleolus nimmt fast das ganze Volumen desselben ein, so dass auf Schnitten ein schmaler, doppelt contourirter, stark gefärbter, homogen erscheinender Ring um ein mit einer körnigen Flüssigkeit erfülltes Lumen zu sehen ist. Wenn sich die Oocyten aus dem Keimepithel herausdrängen, so bleibt der Kern diesem möglichst nahe, so dass er in den reifenden Oocyten, wie auch frühere Untersucher angeben, excentrisch liegt, und zwar auf der dem Keimepithel zugekehrten Seite der Oocyte.

Eine wichtige histologische Aenderung ist die Anlage des D o t t e r s, die freilich nicht so früh beginnt, wie dies LANGERHANS (1876, p. 331) angiebt, nämlich bei Eiern von ca. 0,03 mm Durchmesser, wo „gleichzeitig eine dünne Schale peripherer Körnchen und ein oft weit zerstreuter Dotterkern sich anlegen" sollen. Die kleinen, mit Hämatoxylin sich tiefblau färbenden Körnchen treten allerdings bei Eiern dieser Grösse, welche sich noch kaum aus dem Keimepithel vorwölben, auf (Fig. 26); sie werden später noch grösser, bis zu einem Durchmesser von 2 μ, nnd nehmen auch an Zahl zu. Ihre grösste Entfaltung haben sie bei Eiern, die schon unzweifelhaften, wenn auch noch blass gefärbten Dotter enthalten, der in dem Entwicklungsstadium auftritt, wo die Eier von durchschnittlich 0,05 mm Durchmesser nur noch an einer kleinen Stelle mit dem Keimepithel zusammenhängen (Fig. 27). Es ist auffallend, dass die fraglichen Körnchen gerade an

der dem Keimepithel zugewandten Seite der Oocyte am dichtesten gehäuft sind, während sie in der übrigen Peripherie mehr zerstreut liegen, ein Umstand, den ich nicht erklären kann.

Die Dotterkörnchen entstehen im ganzen Ei zugleich, zuerst undeutlich und blass gefärbt, später durch intensive Färbung auffallend. Eine Zeit lang bestehen also die peripheren, von Anfang an tiefblau gefärbten Körnchen mit dem Dotter zusammen, dann verschwinden sie bald; sie verhalten sich, wie die Färbung zeigt, chemisch und physikalisch ganz anders als dieser und sind auch nach dem Verlauf der Dotterbildung nicht mit ihm in Zusammenhang zu bringen. Eher möchte ich vermuthen, dass diese Körnchen, die immer nur an der Peripherie zu finden sind, zu der Bildung der Randzone (LANGERHANS, 1876, p. 332) in irgend einer Beziehung stehen, die kurz nach dem Verschwinden der Körnchen eingeleitet wird und sich zuerst durch eine Vacuolisirung des peripheren Theils der Oocyte bemerkbar macht, worauf auch SOBOTTA (1897, p. 24) hinweist.

Die Vacuolisirung beginnt bei Eiern von schwankender Grösse, durchschnittlich von einem Durchmesser von 0,07 mm. Die Dotterkörnchen, die ursprünglich das Ei bis an die Peripherie erfüllten, bleiben vorläufig auch zwischen den Vacuolen liegen (Taf. 5, Fig. 31). Später aber, wenn diese zahlreicher werden, verdrängen sie den Dotter und nähern sich so, dass zwischen ihnen nur äusserst feine, protoplasmatische Brücken zurückbleiben; diese verursachen die radiäre Streifung der Randzone, die schon den ältern Autoren, wie STIEDA (1872), WILHELM MÜLLER (1875) und LANGERHANS (1876) aufgefallen ist. Die Protoplasmastränge vereinigen sich peripher und scheiden bei reifen Oocyten eine Membran von etwa 1 μ Dicke ab, auf deren äusserer Fläche die Kerne des Follikelepithels fest aufliegen. Dass das Eiplasma und nicht das Follikelepithel diese Membran bildet, zeigt sich an der Zusammenhangsstelle des Eies mit dem Keimepithel; während hier das Follikelepithel auf das Keimepithel übergeht, folgt die Membran, wenigstens nach ein paar günstigen Schnitten zu schliessen, der Eioberfläche (Taf. 5, Fig. 32). Diese Membran scheint mir mit der von SOBOTTA (1897, p. 25) beschriebenen identisch zu sein.

Bei reifen Eiern haben die Vacuolen der Randzone einen Durchmesser von 5—7 μ; da sie im Allgemeinen in einer einfachen Schicht liegen, so ist mit diesem Maass auch die Dicke der Randzone bezeichnet. Wahrscheinlich in Folge der Conservirung gerinnt der Inhalt der Vacuolen und liegt nun in Gestalt von blass gefärbten Kugeln oder Tröpfchen zwischen den die Vacuolen begrenzenden radialen Proto-

plasmafädchen. In Uebereinstimmung mit SOBOTTA (p. 24) kann ich diese Tröpfchen nicht für Dotter halten.

Mit der Bildung der peripheren Vacuolen geht die Rückbildung des das Ei umhüllenden Blutmantels Hand in Hand, so dass wohl ein ursächlicher Zusammenhang dieser Erscheinungen vorliegt. Die Stadien, vom Beginn der Dotterbildung bis zur weit vorgeschrittenen Vacuolisirung der Randschicht, fand ich in einem Thier von 36 mm, und zwar in der Weise, dass die jüngsten Entwicklungszustände in der vordern, die vorgerücktesten in den hintern Gonaden zu finden waren. Etwa in den der mittlern Region angehörenden Gonaden fanden sich einzelne Eier, bei denen die Vacuolisirung begann, neben andern, die noch keine Spur davon zeigten und zum Theil die peripheren Körnchen noch enthielten. Hier war mit Sicherheit festzustellen, dass die Oocyten, welche keine Vacuolen enthielten, noch mit einer vollständigen Blutkappe umgeben waren, während dieselbe bei solchen, bei denen die Vacuolisirung begonnen hatte, in Rückbildung begriffen war. Der Blutmantel wird immer dünner, verliert schliesslich die Continuität (Fig. 31), und zuletzt ist er ganz verschwunden, so dass das Follikelepithel unmittelbar und ganz fest auf der Peripherie des Eies aufliegt. So wird der ursprünglich zusammenhängende Blutmantel der Gonade auf ein Netzwerk reducirt, dessen Stränge zwischen den einzelnen Eiern verlaufen (Fig. C, Seite 27). In diesem Zustand sind die Gonaden der Reife schon nahe. Sie nehmen fast den ganzen Raum der Genitalkammer ein, deren mediale Wand weit in den Peribranchialraum vorgewölbt ist, und wachsen in ihrer Gesammtheit nur noch langsam, während die Oocyten sich noch bedeutend vergrössern, sich dadurch gegen einander drängen und polyedrisch verdrücken. Zugleich wird das ganze Gonocöl mit den Falten zu einem Labyrinth enger Spalten zusammengepresst, und zuletzt ist das Faltensystem nur noch an dem Verlauf des nun durchaus aus kleinen Zellen bestehenden Keimepithels zu erkennen; so entsteht ein Bild, das schon ROLPH (1876, p. 142) richtig analysirte, wenn er sagt: „Wenn man den immer noch reihenweis angeordneten Eiern folgt, ist man im Stande, das ganze Organ auf die Form eines mehrfach und regelmässig gefalteten Sackes zurückzuführen.“ Die Blutlacunen, die die Oberfläche des Ovars umgeben hatten, sind nun bis auf die Hauptäste zurückgedrängt. Querschnitte, die den Nabel treffen, zeigen noch den Beginn der dort aus dem Längsgefäss abzweigenden Ovarialgefässe, und auch im Verauf des Keimepithels sind da und dort Reste der Blutrinnen zu finden. Die Oocyten sind jetzt im Reifezustand. Der Kern beginnt sich auf-

zulösen, indem seine Membran schwindet und so die scharfe Begrenzung gegen den Dotter verloren geht, wie dies schon Langerhans (1876) beschreibt und in fig. 45d zeichnet. Ich möchte hier bemerken, dass ich mich mit der von Willey (1894, p. 105) an Langerhans' Figur vorgenommenen Aenderung der Bezeichnung nicht einverstanden erklären kann, die die eigentliche, aber gegen den Dotter nicht mehr scharf abgegrenzte Kernsubstanz als „protoplasmatic area, free from yolk granules“ bezeichnet, den Nucleolus mit seiner Vacuole aber als „nucleus with nucleolus“. Ich weiss auch keinen Autor, der mit Willey hierin übereinstimmte. Eine dotterfreie protoplasmatische Zone um den Kern wird von Van der Stricht (1896, p. 473) angegeben, während Sobotta nichts davon sagt. Ich selbst vermochte sie nicht nachzuweisen. Ob sie vorhanden ist oder nicht, den Kern darf man nicht mit ihr verwechseln.

Fig. C stellt in schematischer Weise eine einem 32 mm langen Thier angehörige Gonade dar, die in einem verhältnissmässig einfachen Zustand zur Reife gelangt ist. Sie eignet sich, vor allem wegen der geringen Zahl von Falten, zu einem Schema besonders gut und lässt leicht die morphologischen Verhältnisse des reifenden Ovars auf die in Fig. 20 (Taf. 3) dargestellten zurückführen. Querschnitte durch reife Ovarien von gewöhnlicher Grösse sind nicht so einfach, doch lässt sich auch für sie derselbe Typus als Grundlage erkennen.

VI. Die Narben.

Ich muss nun auf die Narben zurückkommen, welche ich im Vorhergehenden nur flüchtig gestreift habe.

In der ältern Literatur ist über diese Gebilde fast nichts zu finden und nur die Beschreibung und Zeichnung Schneider's (1879, p. 31 und tab. 15, fig. 8) lässt erkennen, dass er die Narben beim Hoden gesehen hat, während er sie an Ovarien nicht finden konnte. Erst neuerdings hat Burchardt (1900, tab. 19, fig. 5) einen Querschnitt durch eine Narbe dargestellt und beschrieben.

Wir trafen die untere Narbe zuerst im Cupulastadium, wo sie zugleich mit der medialen Eröffnung des Gonocöls an der Kammerwand, die Gonocölöffnung verschliessend, auftritt. Es war mir bei den dort herrschenden minutiösen Verhältnissen nicht möglich, zu entscheiden, ob die untere Narbe aus der medialen Gonadenwand hervorgeht, indem diese sich von den übrigen Theilen der Gonade loslöst und sich fest an die Kammerwand anschmiegt, oder ob eine Verdickung des Kammerwandepithels die Narbenanlage bildet. Bilder,

wie Fig. 5, lassen nicht erkennen, ob die Zellengruppe *x* die verdünnte mediale Gonadenwand oder das verdickte Epithel der Kammerwand

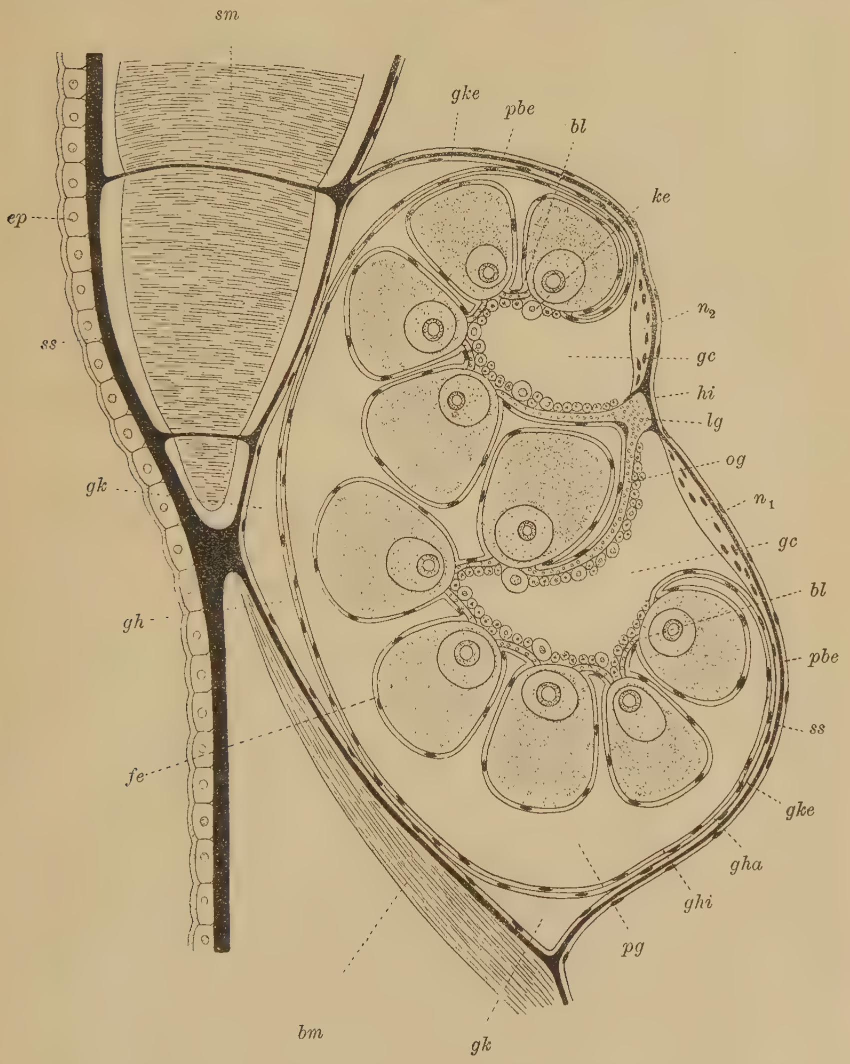


Fig. C. Mittlerer Querschnitt durch ein Ovar im Reifezustand. Aus einem Thier von 32 mm Länge. Etwas schematisirt. 160 : 1.

bl Blutlacunen, *bm* Bauchmuskel, *ep* Epidermis, *fe* Follikelepithel, *gc* Gonocöl. *gh* Gonadenhülle, *gha* äusseres, *ghi* inneres Blatt derselben, *gk* Genitalkammer, *gke* parietales Epithel derselben, *hi* Nabel, *ke* Keimepithel, *lg* Längsgefäss, n_1 untere, n_2 obere Narbe, *og* Ovarialgefäss, *pbe* Peribranchialepithel, *pg* Perigonialraum, *sm* Seitenmuskel, *ss* Stützsubstanz.

ist. Ich neige zur zweiten Annahme. Unter den Gonaden des Thieres, dem die Figg. 5, 6 und 7 entstammen, befand sich ein noch geschlossenes Bläschen, in dessen Kammerwand an der Stelle, wo die Narbe zu erwarten ist, einige Kerne des Wandepithels dicht neben einander lagen; es können nun zufällig die Kerne, die, wie Flächenschnitte zeigen, im ganzen Epithel dicht gedrängt liegen, dort auf den einen Schnitt gefallen sein, möglich ist aber auch, dass an dieser Stelle wirklich eine Anhäufung von Kernen stattgefunden hat, die die Narbenbildung vorbereiten. Bestimmt zu entscheiden ist hier nichts, solange nicht vor Eröffnung der Cupula an der Narbenstelle eine deutliche Verdickung des Wandepithels nachgewiesen werden kann. Die an sich schon höchst merkwürdige Wiederholung der Narbenbildung beim Verschluss des Hufeisenspalts und der Bildung der dorsalen Gonocölöffnung erschwert ebenfalls die Annahme, dass sich die Narbe aus der Gonadenwand bildet, da dann dort wieder eine Abspaltung stattfinden müsste, deren Annahme nach dem Gang der Entwicklung auf Schwierigkeiten stösst.

Sobald die Narbe isolirt studirt werden kann, was schon im Cupulastadium (Fig. 6) der Fall ist, geht sie nach allen Seiten unmittelbar in das einschichtige Kammerwandepithel über (Burchardt, 1900, p. 771—772) und macht ganz den Eindruck, aus diesem hervorgegangen zu sein.

Betrachten wir an einem Totalpräparat die Narbe von der Fläche, so erhalten wir ein Bild, auf das Schneider's Beschreibung der Narbe der männlichen Gonade im Wesentlichen passt; Schneider (1879) sagt p. 31: „Die Zellen (des die Gonade umhüllenden Epithels) hören in einem gewissen Umkreis auf, sind aber an dem Rand besonders stark entwickelt. Nach innen von diesem Wulst liegen Radial- und Ringfasern.“ Ein Vergleich der Fig. 15 (Taf. 2) mit dieser Beschreibung zeigt, dass die Narben des Ovars etwa denselben Eindruck machen; nur konnte ich an dem Bild, das die Flächenansicht der Narbe bietet, nichts finden, was die von Schneider angeführten Radial- und Ringfasern, aus denen die eigentliche Narbe bestehen soll, erklären würde. Wir finden Schneider's „Wulst“, der, nicht zur Narbe gehörig, dieselbe in einiger Entfernung umgiebt, und erkennen ihn als den die mediale Gonocölöffnung umgebenden Rand der Gonadenwand, den wir in seiner Bisquitform früher kennen gelernt haben. Da hier Keimepithel, Follikelepithel und die zweischichtige Gonadenhülle in einander übergehen, so erklärt sich die Anhäufung der Zellkerne, die wie ein Kranz die kernarme, die Gonocölöffnung bedeckende Fläche der

Kammerwand umgiebt, in deren oberer und unterer Erweiterung dorsal und ventral vom Längsgefäss nun wieder die kreisförmigen, viele Kerne enthaltenden Narben liegen.

Die Narbe selbst erscheint von der Fläche als ein Kranz von Zellkernen, der, wenigstens bei tieferer Einstellung (Taf. 2, Fig. 15; Taf. 3, Fig. 18 n_1) einen kernfreien Raum umschliesst; bei hoher Einstellung zeigen sich auch im Centrum der Narbe Kerne. Auf der obersten Wölbung der Narbe befindet sich oft eine flache, aber scharf begrenzte Einsenkung (Taf. 2, Fig. 15; Taf. 3, Fig. 18 *e*), die aber nicht constant zu sein scheint und die ich auf Schnitten nie wieder finden konnte. Ausserdem zeigen sich auf der Flächenansicht Spalten (Fig. 18 *sp*) in der Narbe, die als runde Löcher erscheinen und durch Heben und Senken des Tubus zu verfolgen sind.

Zur Ergänzung dieser Befunde wollen wir die Schnitte Fig. 10 (Taf. 1), Fig. 12c (Taf. 2), Fig. 16 u. 21 (Taf. 3) betrachten. Wir haben in Fig. 10, 12c und 16 Narben vor uns, die ausnahmsweise gut erhalten sind und die histologischen Verhältnisse hinlänglich erkennen lassen. Fig. 21 stellt eine Narbe dar, die das gewöhnliche, auch von Burchardt wiedergegebene Aussehen hat. Die Narben erscheinen auf diesen Mittelschnitten als mehr oder weniger dicke Polster der medialen Genitalkammerwand, die in die Kammer gegen die Oeffnung des Gonocöls und nach dem Peribranchialraum etwa gleich stark gewölbt sind. Dass die Stärke der Wölbung aber auch recht verschieden sein kann, zeigt Fig. 16, bei der die Narben gegen den Kammerraum fast eben sind, während sie in den Peribranchialraum wie Halbkugeln vorspringen. Bei den angeführten Schnitten und auch schon bei solchen durch jüngere Narben (Fig. 3, 8 u. 9) fällt die homogene Beschaffenheit der Narbensubstanz gegenüber dem granulirten Aussehen des Keimepithelplasmas auf, so dass wir die Narben mit Berücksichtigung ihrer zahlreichen Kerne und der meist deutlich erkennbaren spindelförmigen Zellen mit Burchardt vielleicht als zelliges Bindegewebe an sprechen können. Auf allen Figuren lässt sich deutlich erkennen, dass die Narben medialwärts von der Stützsubstanz der Kammerwand und von dem Peribranchialepithel überzogen sind. Beide Schichten verdünnen sich wie auch Burchardt hervorhebt, auf der Höhe des Narbenwulstes bedeutend (Fig. 16), und zwar mit zunehmendem Alter der Narben in auffallenderer Weise, so dass es nahe liegt, an ein schliessliches völliges Schwinden dieses Ueberzugs zu denken. Ob dieser bei reifen Ovarien noch vorhanden oder ob er wirklich resorbirt ist, vermochte ich nicht zu constatiren.

Die eigentliche Narbenmasse, die nach allen Seiten in das einschichtige Kammerwandepithel übergeht, besteht aus lang gezogenen, spindelförmigen Zellen, die der innern und äussern Wölbung der Narbe entsprechend angeordnet sind. Die Narbe wird nach allen Richtungen von Spalträumen durchsetzt, die auf Schnitten theils als längliche Schlitze, theils als runde Löcher erscheinen. Die Kerne, die bei jungen Narbenanlagen gleichmässig zerstreut sind, ordnen sich später so an, dass ein centraler, kernloser Raum entsteht, der sich bis zu der der Genitalkammer zugekehrten Narbenoberfläche erstreckt, die branchiale Oberfläche aber nicht erreicht, woraus sich erklärt, dass auf Flächenbildern die Kerne bei tiefer Einstellung kranzartig einen kernlosen Raum umgeben (Taf. 2, Fig. 15; Taf. 3, Fig. 18), bei hoher aber den ganzen Narbenraum gleichmässig erfüllen. Die meisten Spalten befinden sich in diesem kernfreien Centralraum.

Mit dem Wachsthum der medialen Kammerwand dehnen sich die Narben ihrer Fläche nach bedeutend aus, während ihre Höhe gering bleibt. Auch bei reifen Ovarien erkennt man noch die Spindelzellen der Narbe mit ihren Kernen; die Spalten aber haben sich bedeutend vermehrt und durchsetzen die ganze Narbe so, dass die Zellen nur noch brückenartig zwischen den Hohlräumen liegen.

Ueber die Bedeutung der Narben kann ich nur eine Vermuthung äussern, und zwar die, dass diese Organe den Zweck haben, die Kammerwand zur Zeit der Laichung aufzulösen und so für die reifen Eier Austrittsöffnungen zu schaffen; dass die so entstandenen beiden kreisförmigen Löcher ober- und unterhalb des Nabels genügen würden, um eine rasche und sichere Entleerung der Ovarien zu ermöglichen, ist gewiss; denn der Narbendurchmesser eines reifen Ovars beträgt bei erwachsenen Thieren etwa das Drei- bis Vierfache eines Eidurchmessers, so dass durchschnittlich 10 Eier zugleich durch eine Narbe austreten könnten. Die Schliessung der Austrittsöffnungen nach der Laichung wäre auf diese Weise leichter verständlich als bei dem meistens angenommenen Zerreissen der Kammerwand, das übrigens, weil der Nabel erhalten bleiben muss, auch nur ober- und unterhalb desselben stattfinden kann. Die Eröffnungsweise des Ovars lässt sich natürlich nur am laichenden Thier feststellen, und es wäre eine interessante Aufgabe, das Verhalten der Narben beim Laichungsact zu untersuchen.

Ueber die Vorgänge im Ovar bei der Laichung sind wir überhaupt noch im Dunkeln. Wie entwirren sich die fest zusammen gepressten Eier aus dem zwischen ihnen vielfach gefalteten Keimepithel?

Jeden Falls muss dabei ein Theil des Keimepithels, wenn nicht das ganze erhalten bleiben, aus dem sich nach der Laichung das Ovar regenerirt. LEGROS (1895) schreibt darüber p. 491: „au niveau du hile, il (l'épithélium germinatif) continue à se multiplier activement, et c'est là surtout que siège le centre de formation des ovogonies destinées à s'accroître après la ponte et à remplacer les œufs expulsés.“ Der Ansicht aber, dass auch vor der ersten Laichung das Keimepithel vom Nabel aus wächst, kann ich nicht beistimmen. Wenn es sich übrigens bestätigen sollte, dass das in Fig. C, S. 27 dargestellte Ovar eines Thieres von 32 mm Länge, das in einem sehr einfachen Zustand zur Reife gelangt ist, keine Ausnahme vorstellt, wobei dann die Gonaden grösserer Thiere, wie z. B. die in den Figg. 18—20, 22 u. s. w. dargestellten, sich schon in einer spätern Laichperiode befänden, so würde daraus folgen, dass der Effect der Regeneration des Ovars im Wesentlichen derselbe wäre wie bei der ersten Bildung des Organs.

VII. Blutversorgung der Ovarien.

Ich habe mich bis jetzt nicht über den Charakter des Gefässes ausgesprochen, das unter dem Peribranchialepithel an den Gonaden vorüberzieht und am Nabel mit ihnen im Zusammenhang steht.

Es wurde zuerst von LANGERHANS (1876) genauer untersucht, nachdem es WILHELM MÜLLER (1875) auf der medialen Seite der Gonaden gefunden hatte. LANGERHANS beschreibt capillare Verzweigungen der in die Gonaden führenden Gefässäste, und zwar machte er seine Untersuchungen an Testikeln, die ihr Sperma schon zum grössten Theil entleert hatten, also an reifen. „Diese Gefässe verbinden sich unter einander durch Anastomosen, aber von einer Vereinigung zu abführenden Gefässen ist nichts zu sehen“ (p. 339). Er erhielt also dasselbe Resultat, das auch die reifen Ovarien bieten würden, bei denen der Blutmantel auf ein Netzwerk reducirt ist, deren Untersuchung ihm aber die damaligen Methoden nicht gestatteten. Daraus, dass er nach abführenden Gefässen suchte, kann man schliessen, dass LANGERHANS das Längsgefäss als arteriell voraussetzte.

Seither wurden die Gefässverzweigungen in den Geschlechtsorganen nur noch von LEGROS (1895) untersucht, der im Gegensatz zu LANGERHANS dem Längsgefäss venösen Charakter zuschreibt. Seine Angaben darüber sind wenig ausführlich, und wo das arterielle Blut herkommt, verschweigt er uns „intentionellement pour le moment“ (p. 490). BURCHARDT (1900) hält die SCHNEIDER'schen „Arterien der

Bauchhöhlenwand", die „an jedem Ligament (aus der Aorta) entspringen und auf der Innenkante des Ligaments nach unten laufen" (SCHNEIDER, 1879, p. 27) für die Wege, auf denen den Gonaden arterielles Blut zugeführt wird, und als Eintrittsstelle nimmt er den Gonadenstiel an, dessen dauernde Existenz er behauptet. Diese Arterien konnte ich nie, weder auf Totalpräparaten, noch auf Schnitten finden; doch können sie in Folge der Schwierigkeiten, die die Untersuchung der Blutgefässe des Amphioxus bietet, meiner Beobachtung entgangen sein. Auf keinen Fall aber sind sie die zuführenden Gefässe der Gonaden. Wie ich früher bemerkt habe, fand ich den in Rückbildung befindlichen Gonadenstiel nur bei sehr frühen Entwicklungsstadien, wo ich ähnliche Bilder sah, wie sie BURCHARDT (1900) beschreibt. Später aber ist der Stiel nicht mehr vorhanden; ein Uebersehen scheint mir nicht möglich, da er doch als Träger der Arterie deutlich zu sehen sein müsste. Der ganze Entwicklungsverlauf spricht gegen sein Vorhandensein, und bei der entwickelten Gonade lässt sich keine Stelle denken, wo der Blutmantel mit einem zweiten Hauptgefäss zusammenhängen könnte. Die Gonade steht nur am Nabel mit der Kammerwand in directer Verbindung, und nur hier findet der Anschluss ans Blutgefässystem statt. Wir haben also eine ganz eigenthümliche Art der Blutversorgung eines Organs vor uns, die von der gewöhnlichen Weise bedeutend abweicht. Aus den angegebenen Verhältnissen folgt vor allem, dass, wenn kein offenes Gefässystem vorliegt, das Längsgefäss sowohl zu- als abführendes Gefäss sein muss. Am Nabel muss es also sowohl sauerstoffreiches Blut an die Gonade abgeben, als das mit Kohlensäure beladene aus ihr abführen. Den Blutwechsel könnte man sich vielleicht durch Diffusion zwischen den beiden Blutarten erklären oder durch eine rhythmische Contraction sowohl des Längsgefässes als besonders der Ovarialgefässe, die eine Entleerung abwechselnd mit einer Wiederfüllung der Gefässe mit frischem Blut bewirkten. Im Einzelnen lässt sich aber darüber ohne Beobachtung am lebenden Thier nichts sagen.

Im Anschluss an diese Verhältnisse stossen wir auf die Frage, woher das Längsgefäss kommt und wohin es führt. Die zweite Frage hat BURCHARDT (1900) beantwortet, indem er nachgewiesen hat, dass das Längsgefäss durch eine im 28. Segment nach oben verlaufende Vena communicans mit der Lebervene in Verbindung steht, was ich nach meinen Untersuchungen bestätigen kann; es ergiesst sich also in den dem Sinus venosus der höhern Thiere entsprechenden Abschnitt des Gefässystems und ist dadurch als Vene charakterisirt. Ueber das

vordere und hintere Ende des Längsgefässes sind wir aber noch ganz im Unklaren. Entweder ist es nur Abflussgefäss der Gonaden, und dann müssten wir annehmen, dass die Gonaden ihre Nährflüssigkeit vermittels einer Art offenen Gefässystems aus den umgebenden serösen Höhlen erhalten, oder es steht mit dem übrigen Blutgefässystem auf irgend eine Weise in Verbindung, was wir um so eher annehmen dürfen, als es in seinem ganzen Verlauf bis zu den vordersten und hintersten Gonaden, über die hinaus es noch nie verfolgt wurde, von nahezu gleicher Stärke ist. Zunächst könnte man an eine vordere und hintere Verbindung denken; ausserdem aber ist es nicht unmöglich, dass die in jedem Segment vom Längsgefäss nach oben abzweigenden Seitengefässe eine Verbindung mit der Aorta herstellen. Diese Seitengefässe wurden zuerst von Langerhans (1876) erwähnt, und seine kleine und sehr skizzenhafte fig. 37 lässt erkennen, dass er sie deutlich verfolgen konnte; eines derselben reicht in Langerhans' Abbildung unzweifelhaft bis an die Grenze der Figur. Weniger der Wirklichkeit entsprechend sind sie von Schneider (1879) auf tab. 15, fig. 7 wiedergegeben, wo sie schwach und gekrümmt gezeichnet sind und sich bald verlieren. Nach Schneider werden sie für Muskelvenen angesehen. Ich selbst habe diese Gefässe oft bis zum obern Rande des nahe unter der Chorda abgeschnittenen Stückes Bauchwand vom Längsgefäss senkrecht aufwärts in gleich bleibender Stärke verlaufen sehen, so dass sie wohl bei geeigneter Präparation auch noch weiter zu verfolgen sein werden, wobei sich dann herausstellen wird, ob sie wirklich aus der Aorta entspringen oder einen andern Verlauf nehmen. Beiläufig möchte ich bemerken, dass die „Stränge, welche unter der Chorda hervortreten und abwärts verlaufen, sichtbar bis zum Rande der Seitenmuskeln, von unbekannter Bedeutung“, die Johannes Müller (1842) auf tab. 3 in fig. 1 u. 2 zeichnet, und in denen Burchardt (1900) seine Septen zu finden glaubt, wohl die aus dem Blutgefäss entspringenden Seitengefässe darstellen dürften.

Wenn sich nun auch zeigen sollte, dass das Längsgefäss mit dem arteriellen Stamm nicht in Verbindung steht, so hindert das nicht, dass es sauerstoffreiches Blut enthält; seine oberflächliche Lage dicht unter dem Epithel des von Meerwasser durchspülten Peribranchialraums ermöglicht ihm eine selbständige Oxydation des venös gewordenen Blutes. Es steht unter wesentlich gleichen Bedingungen wie die Kiemengefässe.

Literaturverzeichniss.

1841. Rathke, Heinrich, Bemerkungen über den Bau des Amphioxus, Königsberg.

1842. Müller, Johannes, Ueber den Bau und die Lebenserscheinungen des Branchiostoma lubricum, in: Abh. Akad. Wiss., Berlin 1844.

1845. de Quatrefages, A., Mémoire sur le système nerveux et sur l'histologie du Branchiostoma ou Amphioxus, in: Ann. Sc. nat., (3) Zool., V. 4.

1872. Stieda, Ludwig, Studien über den Amphioxus lanceolatus, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg, (7) V. 19, 1872—73.

1875. Müller, Wilhelm, Ueber das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen, in: Jena. Z. Naturw., V. 9 (N. F. V. 2).

1876. Langerhans, Paul, Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus. in: Archiv für mikroskopische Anatomie, V. 12.

1876. Rolph, W., Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus, in: Morph. Jahrb., V. 2.

1879. Schneider, Anton, Grundzüge einer Myologie der Wirbelthiere, in: Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere, Berlin.

1892. Boveri, Theodor, Ueber die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen und die Entstehung der Genitalkammern beim Amphioxus, in: Anat. Anz., Jg. 7, No. 6.

1894. Willey, Arthur, Amphioxus and the ancestry of Vertebrates, in: Columbia University Biological Series, V. 2, New York.

1895. Legros, R., Sur la morphologie des glandes sexuelles de l'Amphioxus lanceolatus, in: CR. 3. Congrès internat. Zool. (Leyde) 1896.

1896. Van der Stricht, O., Sur la maturation et la fécondation de l'œuf de l'Amphioxus lanceolatus, in: Arch. Biol., V. 14, und in: Bull. Acad. Belgique, V. 30.

1897. Sobotta, J., Die Reifung und Befruchtung des Eies von Amphioxus lanceolatus, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 50.

1900. Burchardt, Eugen, Beiträge zur Kenntniss des Amphioxus lanceolatus, in: Jena. Z. Naturw., V. 34 (N. F. V. 27).

Nachtrag.

Nachdem die Drucklegung vorstehender Arbeit nahezu vollendet war, erschien die schöne und eingehende Abhandlung von R. Legros über die Blutcirculation beim Amphioxus[1]).

Obwohl sich Legros hierin gerade über die Anatomie der Geschlechtsorgane nicht weiter ausbreitet, so enthält seine Arbeit doch einige Feststellungen, die für die Beurtheilung der Blutversorgung der Gonaden von Wichtigkeit sind. Es war mir interessant zu erfahren, dass Legros unabhängig von Burchardt (1900) die dem Ductus Cuvieri der höhern Thiere entsprechende Verbindung des von mir indifferent mit „Längsgefäss" bezeichneten Gefässtammes nachgewiesen hat; ferner, dass er die Existenz der Schneider'schen „Arterien der Bauchhöhlenwand", die seit Schneider (1879) nicht mehr untersucht worden sind, bestätigt und ihren Verlauf von der Aorta bis zu ihrer Mündung in das Längsgefäss genau beschrieben hat, wodurch die Verbindung dieses letzten Gefässes mit dem arteriellen Stamm nachgewiesen wurde. Die von mir auf S. 33 erwähnten Langerhans'schen Seitengefässe möchte Legros für seine „veines pariétales inférieures" halten. Legros' fig. 28, tab. 22, und seine Beschreibung p. 535 zeigen mir, dass sie damit nicht identisch sein können; es wäre interessant, ihre Bedeutung festzustellen.

Dass die Gonaden nur am Nabel mit dem Blutgefässystem in Verbindung stehen, weist auch Legros in seinen Untersuchungen nach. Er stösst dabei auf dieselben Schwierigkeiten betreffs der Blutcirculation innerhalb der Gonaden, wie ich. Hierbei möchte ich darauf aufmerksam machen, dass aus meinen Untersuchungen hervorgeht, dass nicht nur in die Testikel, sondern auch in das Ovar gleich vom Nabel aus 4—5 getrennte Gefässe aus dem Längsgefäss entspringen, und nicht, wie Legros p. 538 sagt, nur eines oder höchstens zwei.

---

1) Legros, Robert, Contribution à l'étude de l'appareil vasculaire de l'Amphioxus, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 15, p. 487 ff., Berlin 1902.

Die Bezeichnung Genitalkammer möchte ich gegen die LEGROS'sche „coelome périgonadial" nicht vertauschen, weil diese zu Missverständnissen über die vergleichend-anatomische Bedeutung der Genitalkammer Anlass geben könnte. Wenn diese auch secundär durch einen Canal mit dem Cölom verbunden wird, so ist sie doch entwicklungsgeschichtlich kein Theil desjenigen mesodermalen Raumes, der in der ganzen Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere Cölom genannt wird.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 1—5.

Durchgehende Bezeichnungen.

bl Blutlacunen
bm Bauchmuskel
ep Epidermis
fe Follikelepithel
gc Gonocöl
gh Gonadenhülle
gha äusseres Blatt derselben
ghi inneres " "
gk Genitalkammer
gke parietales Epithel derselben
hi Nabel
lg Längsgefäss
n_1 untere Narbe
n_2 obere "
og Ovarialgefäss
oo Oocyte
pb Peribranchialraum
pbe Peribranchialepithel
pg Perigonialraum
sm Seitenmuskel
sp Spalten der Narbe

Tafel 1.

Fig. 1a—e. Vollständige Querschnittserie durch eine mittlere Gonade eines 11 mm langen Amphioxus. Bläschenstadium. 1c Mittelschnitt. *mg* Muskelgefäss. Schnittdicke 5 μ. ca. 880 : 1.

Fig. 2a, b. Hoher und mittlerer Schnitt aus einer Serie horizontaler Längsschnitte durch eine mittlere Gonade eines Thieres von 16 mm. og_1 erstes Ovarialgefäss, bei hoher Einstellung durch Kerne des Follikelepithels *fe* bedeckt, og_2 secundäre Ovarialgefässe. ca. 880 : 1.

Fig. 3. Tieferer Horizontalschnitt durch eine Gonade eines 18 mm langen Amphioxus. Der Zwischenraum zwischen Gonade und Kammerwand ist ein Artefact. ca. 880 : 1.

Fig. 4. 21. Gonade eines Thieres von 19 mm, vom Peribranchialraum aus gesehen, etwas schematisirt. *d* Dissepiment, gk_1 vorderes Ende der nächsten Genitalkammer. ca. 880 : 1.

Fig. 5. Mittlerer Querschnitt durch eine Gonade eines Amphioxus von 15,5 mm. Mediale Wand im Schwinden begriffen. *x* Stelle, wo die untere Narbe auftritt. Die Gonadenhülle beginnt sich abzuheben;

darunter Kerne des Follikelepithels. Das Längsgefäss war an diesem Schnitt nicht nachzuweisen. ca. 880 : 1.

Fig. 6 u. 7. Mittlere Querschnitte durch zwei andere Gonaden desselben Thieres. Cupulastadium. Untere Narbe n_1 deutlich; Gonadenhülle noch kaum abgehoben. Bei beiden Objecten hat sich das Peribranchialepithel abgelöst, so dass es nicht wiedergegeben werden konnte. Fig. 6 ca. 880 : 1; Fig. 7 ca. 1800 : 1.

Fig. 8. Mittlerer Querschnitt durch eine Gonade eines Thieres von 17 mm. Vorgeschrittene Cupula. Das erste Ovarialgefäss og_1 ist zwischen Keim- und Follikelepithel eingedrungen. ca. 880 : 1.

Fig. 9. Mittlerer Querschnitt durch eine andere Gonade desselben Thieres. Dasselbe Stadium. ca. 1800 : 1.

Fig. 10. Hufeisenstadium. Mittlerer Querschnitt durch die 5. Gonade eines Thieres von 24 mm Länge. Der Schnitt verläuft durch den Hufeisenspalt. Dorsal des ersten Ovarialgefässes og_1 ist ein Theil des den Spalt begrenzenden Keimepithels und der secundären Ovarialgefässe og_2 tangential getroffen. ca. 880 : 1.

Fig. 11a. Mittlerer Querschnitt durch eine Gonade eines 23,5 mm langen Amphioxus. *z* Zapfenhöhle. Ein Theil der Zapfenwand tangential getroffen. ca. 880 : 1.

Fig. 11b. Vor dem Nabel verlaufender Schnitt durch dieselbe Gonade. *og* Blutrinne eines Ovarialgefässes. ca. 880 : 1.

Tafel 2.

Fig. 12a. Totalansicht eines Ovars im Hufeisenstadium. 17. Gonade des Thieres von 24 mm, dem auch Fig. 10 entnommen ist. *z* Hufeisenspalt, og_1 Abgang des ersten Ovarialgefässes. ca. 880 : 1.

Fig. 12b u. c. Horizontalschnitte durch dieselbe Gonade in der Höhe des Längsgefässes (12b) und der Narbe (12c). *z* Hufeisenspalt, og_1 Rinne des ersten Ovarialgefässes. ca. 880 : 1.

Fig. 13. Querschnitt durch das Längsgefäss, um den Verlauf der die Gonade umgebenden Schichten vor und hinter dem Nabel zu zeigen. *end* Endothelkerne des Längsgefässes. ca. 880 : 1.

Fig. 14. Optischer Sagittalschnitt durch die 11. Gonade eines 25 mm langen Amphioxus. *z* Zapfenhöhle, *zw* Zapfenwand. ca. 880 : 1.

Fig. 15. 19. Gonade eines Amphioxus von 24 mm, vom Peribranchialraum aus gesehen. *e* Einsenkung auf der Höhe der untern Narbe. ca. 220 : 1.

Tafel 3.

Fig. 16. Mittlerer Querschnitt durch ein Ovar desselben Thieres. *z* Zapfen, dessen Wand zum Theil tangential getroffen ist. ca. 600 : 1.

Fig. 17. Schnitt durch den Grund einer lateralen Falte eines Ovars eines 36 mm langen Amphioxus, zur Darstellung der Blutrinnen und des Blutmantels. ca. 880 . 1.

Fig. 18. 13. Gonade eines Thieres von 36 mm Länge, vom Peribranchialraum aus gesehen. *e* Einsenkung auf der Höhe der untern Narbe, *og* Ovarialgefässe und *br* Blutrinnen am Grund der Falten. ca. 160 : 1.

Fig. 19. Mittlerer Querschnitt durch eine vordere Gonade desselben Thieres. Die Gonadenwand ist mehrfach gefaltet, die Falten der Zapfenwand *z*, die heller gehalten ist, sind angeschnitten. Die Eier sind weit aus dem Keimepithel vorgetreten und hängen nur noch an einer schmalen Stelle mit diesem zusammen. Sie sind von einer continuirlichen Blutkappe bedeckt. ca. 220 : 1.

Fig. 20. Schema auf Grund der vorigen Figur, welches die durch einen Mittelschnitt halbirte Gonade darstellt. Der Schnitt ist so geführt gedacht, dass er die Zapfenfalten nicht trifft. Farben der Schnittfläche: grau Stützsubstanz; violett Peribranchialepithel; gelb parietales Epithel der Genitalkammer und Narben; dunkelgrün äusseres Blatt der Gonadenhülle; hellgrün inneres Blatt derselben und Follikelepithel; roth Blut. ca. 220 : 1.

Fig. 21. Mittlerer Querschnitt durch die untere Narbe eines Ovars desselben Thieres. Uebergang der Gonadenhülle im Keim- und Follikelepithel. ca. 220 : 1.

Tafel 4.

Fig. 22, 23 (hierzu auch Fig. 28 und 29 der Taf. 5). Serie von Sagittalschnitten durch eine Gonade des letzten Drittels desselben Thieres. Gonocöl gelb. Bei einem Theil der Oocyten ist die Blutkappe noch vollständig, bei andern schwindet sie und beginnt die Vacuolisirung der Randschicht. Fig. 22 medialer Schnitt, der noch zum Theil das Längsgefäss trifft. *og* Abzweigungsstellen der Ovarialgefässe. Fig. 23 weiter lateral geführter Schnitt. *z* Zapfenhöhle. ca. 220 : 1.

Fig. 24—27 (hierzu Fig. 30—32 auf Taf. 5). Oocyten verschiedener Entwicklungsstadien. Fig. 24 Keimzelle aus einem Thier von 20 mm. Im Kern hat sich ein Nucleolus differenzirt. Fig. 25 Oocyte eines Thieres von 23,5 mm. Die Oocyten wölben sich noch kaum aus dem Keimepithel. Vacuole im Nucleolus. Fig. 26 Länge des Thieres 28 mm. Die Oocyten treten schon auffallend aus dem Keimepithel hervor und wölben Follikelepithel und Blutmantel heraus. *k* mit Hämatoxylin blau gefärbte Körnchen. Fig. 27 aus einer vordern Gonade eines Thieres von 36 mm. Blutmantel von beträchtlicher Dicke. Die Oocyten hängen nur noch an einer schmalen Stelle mit dem Keimepithel zusammen. *k* im Hämatoxylin blau gefärbte Körnchen. 700 : 1.

Tafel 5.

Fig. 28, 29. Fortsetzung der Serie von Sagittalschnitten durch eine Gonade eines 36 mm langen Amphioxus, vergl. Fig. 22 und 23 auf Taf. 4, Bezeichnungen wie dort. ca. 220 : 1.

Fig. 30—32. Oocyten älterer Stadien (vergl. Fig. 24—27 der Taf. 4). Fig. 31 aus einer hintern Gonade eines Thieres von 36 mm Länge. Blutmantel im Schwinden, Randschicht in Bildung begriffen. Die Vacuole des Nucleolus nimmt fast sein ganzes Volumen ein. Der Dotter ist angelegt. Fig. 30 im Wachsthum zurückgebliebene Oocyte aus einem Ovar eines Thieres von 47 mm. Fig. 32 ausgewachsene Oocyte. Blutmantel geschwunden, Kernmembran aufgelöst. *m* Eimembran, *fe* Kerne des Follikelepithels. 700 : 1.

Lebenslauf.

Ich, Adolf Otto Theodor Leiber, katholischer Confession, bin in Strassburg i. Els. am 5. Juli 1875 als Sohn des † Rechtsanwalts Justizraths Adolf Leiber und seiner Frau Luise, geb. Szuhány, geboren. In meinem 6. Lebensjahr trat ich in die Vorschule des Kaiserl. Lyceums in Strassburg ein und erhielt an derselben Anstalt im Sommer 1895 das Zeugniss der Reife. Anfangs beabsichtigte ich, mich für den höhern Forstdienst vorzubereiten, und studirte daher in München und Karlsruhe allgemeine Naturwissenschaften und forstliche Fächer. Später aber gab ich die Absicht, mich dem forstlichen Staatsdienst zu widmen, auf und verlegte mich eingehender auf das Studium der Naturwissenschaften, im Besondern der Zoologie. In diesem zweiten Theil meiner Studienzeit besuchte ich die Universitäten München, Strassburg und Würzburg.

Ich hörte die Vorlesungen der Herren

v. Baeyer, Brunn, Ebermayer, Endres, Goebel, Hertwig, Lindemann, v. Lommel, Pauly, Rothpletz, Sandberger, Solereder und v. Zittel in München;

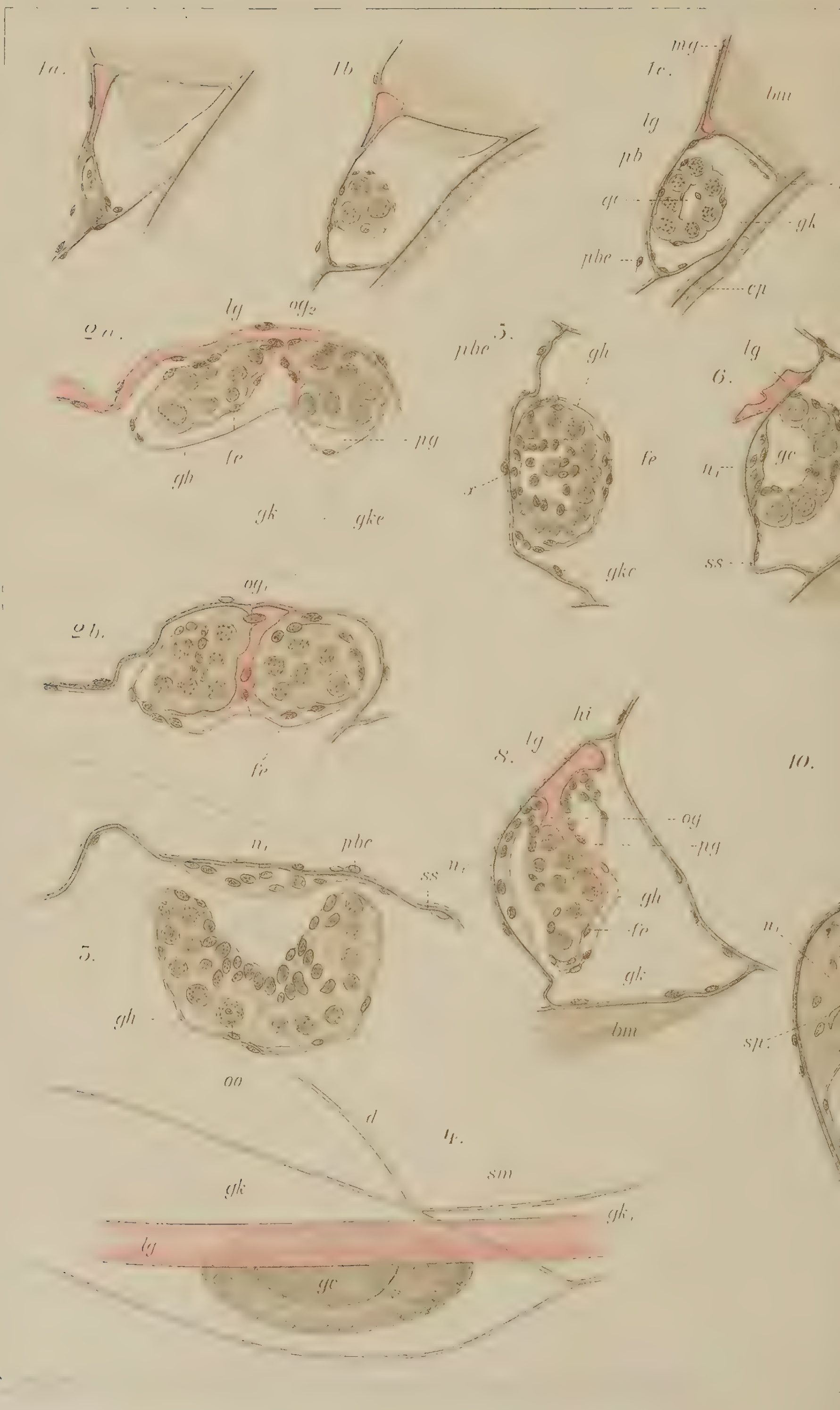
Doll, Engler, Futterer, Haid, Klein, Müller, Nüsslin, Schilling, Schleiermacher, Schroeder, Stengel, Schultheiss und Wedekind in Karlsruhe;

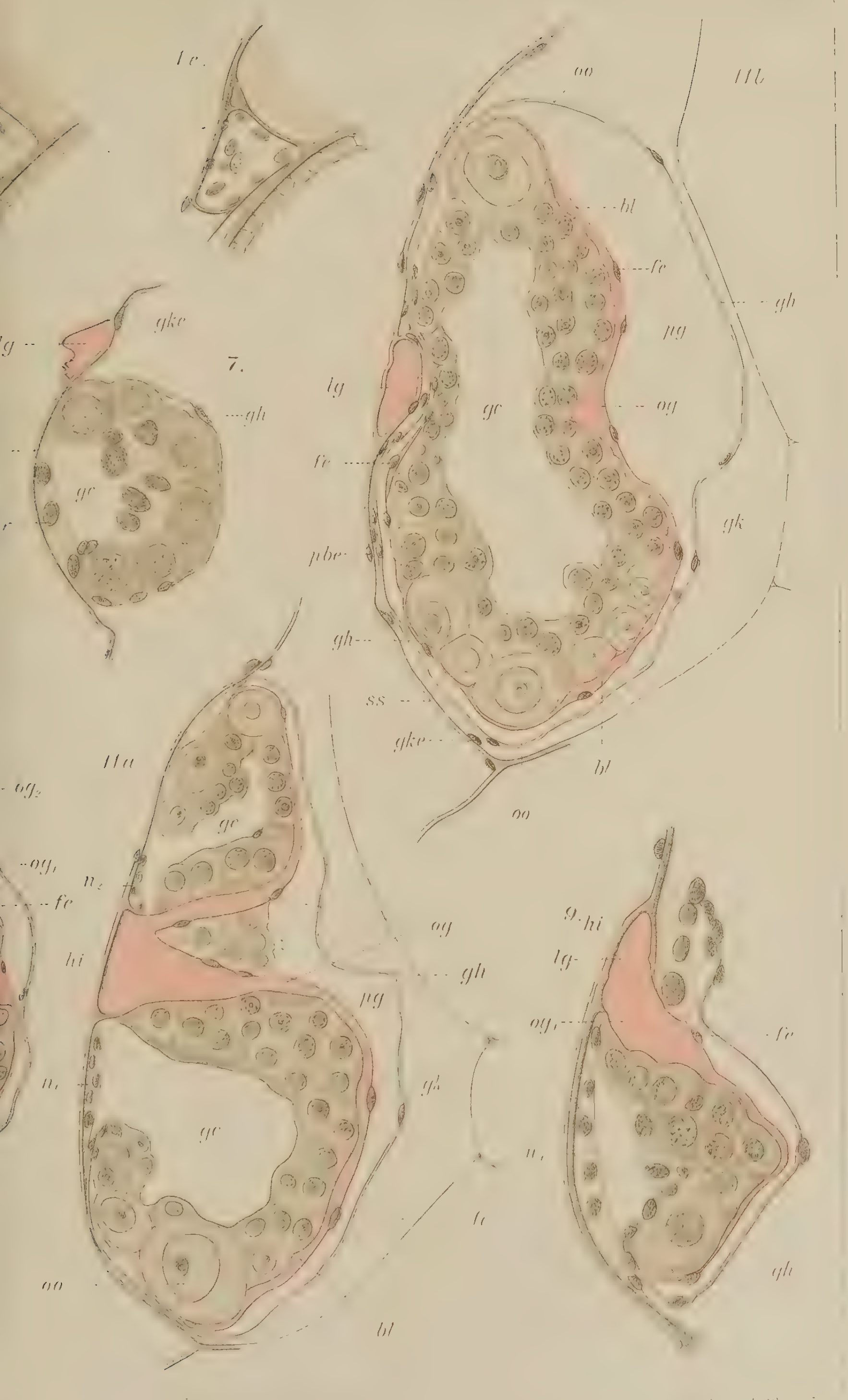
Benecke, Braun, Doederlein, Goette, Graf zu Solms-Laubach, Tornquist, Ziegler in Strassburg;

Beckenkamp, Boveri und Kraus in Würzburg.

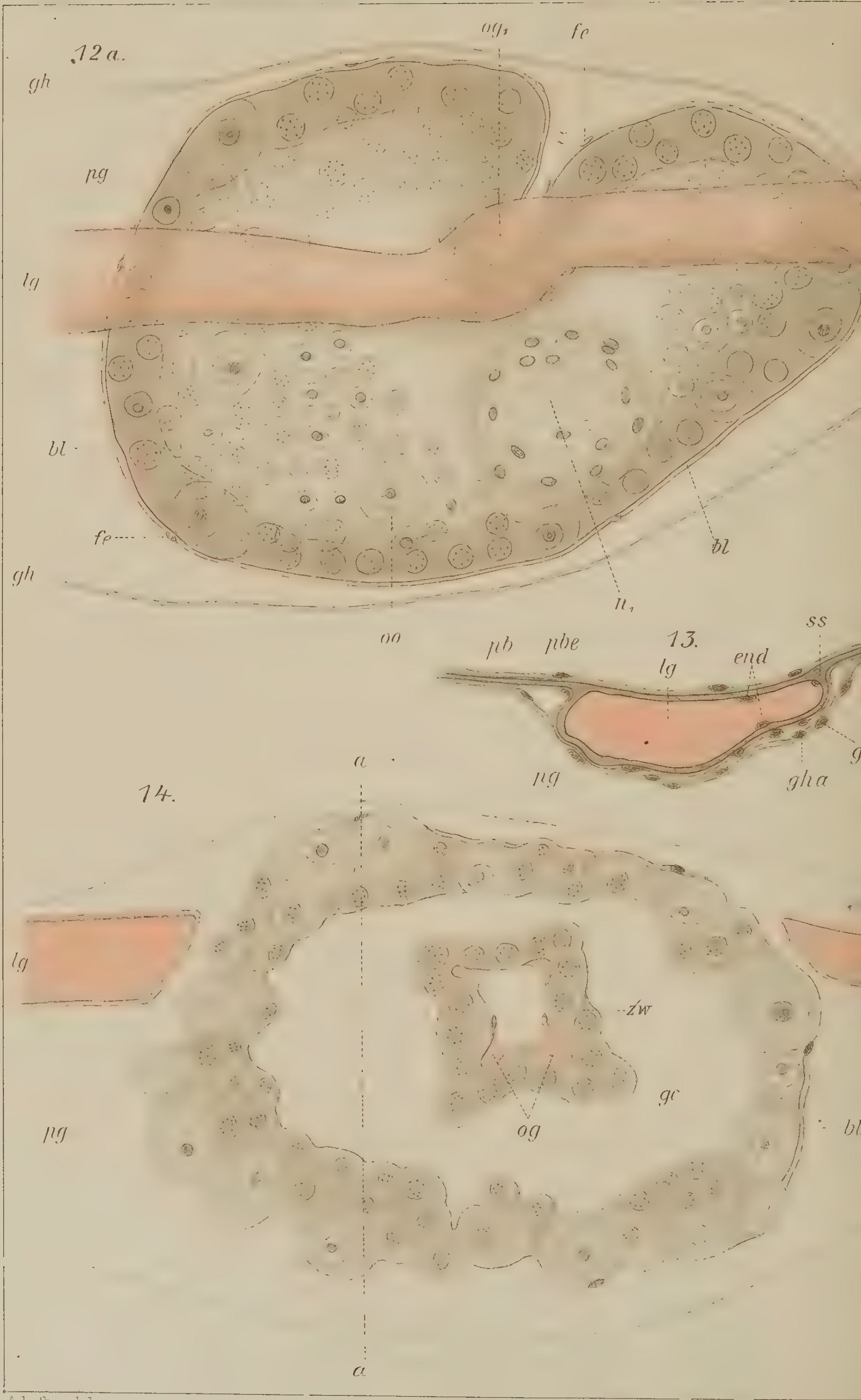
Allen meinen Lehrern, besonders aber den Professoren Boveri, Goette und Pauly, die in mir die Freude am Studium der Zoologie wach riefen, sage ich herzlichen Dank.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.


1a.
1b
1c.
mg
bm
lg
pb
gc
gk
pbe
ep
2a.
og2
pg
fe
gh
gke
5.
x
6.
ss
2b.
og1
hi
8.
10.
og
3.
pbc
sp
oo
d
4.
sm

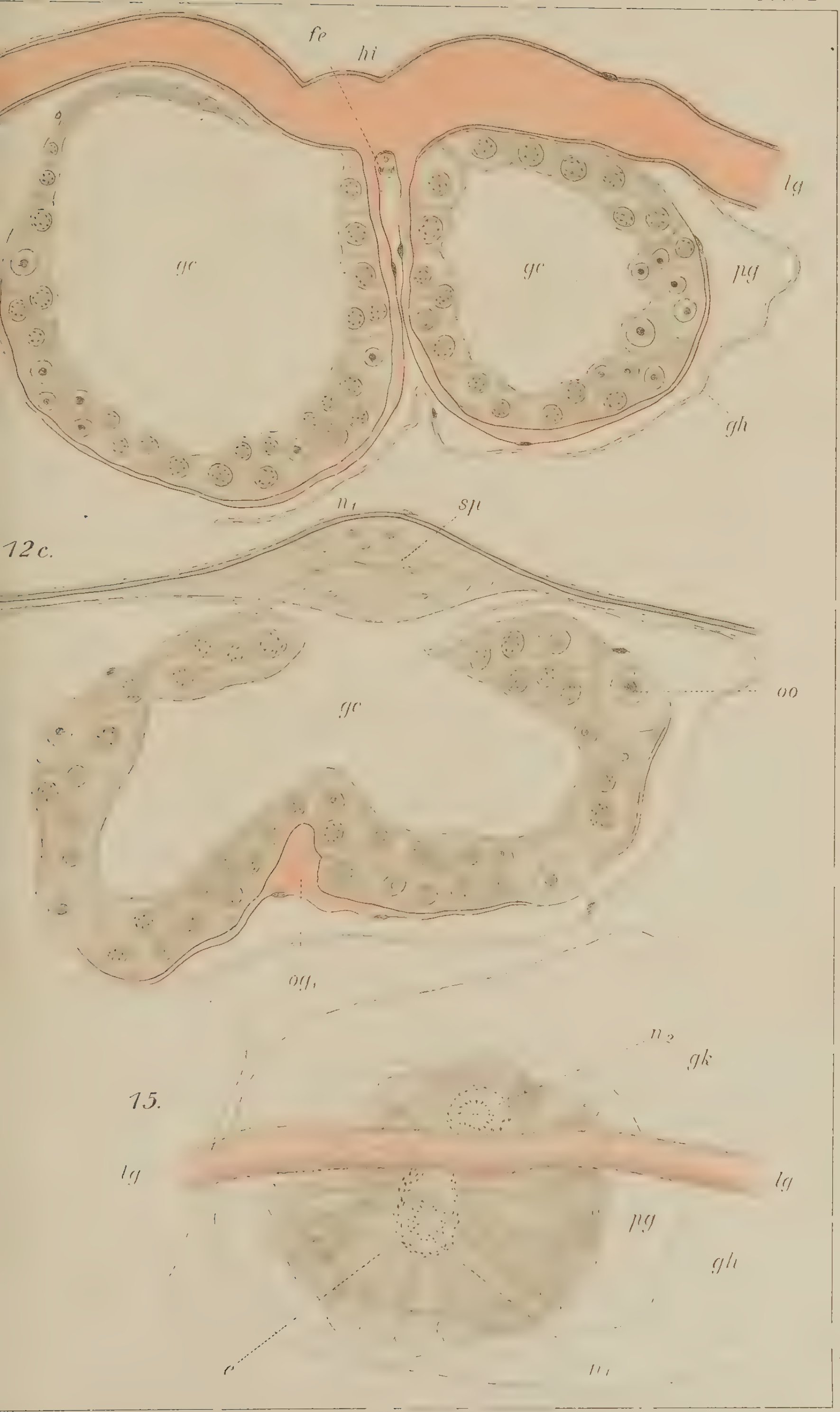


Lith. Anst v. A. Giltsch, Jena.



A.Leiber del.

Verl

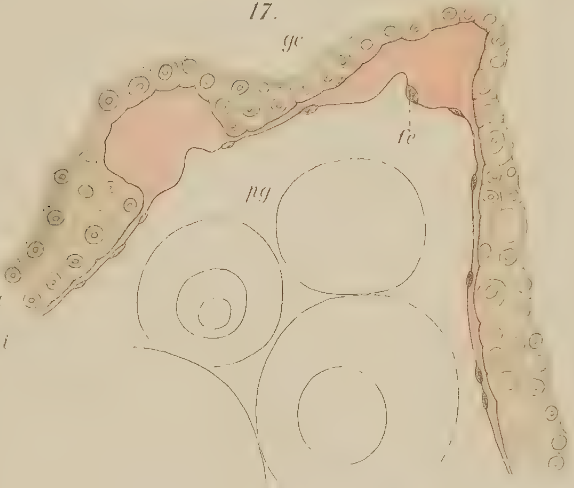


Lith.Anst.v.A.Giltsch,Jena.

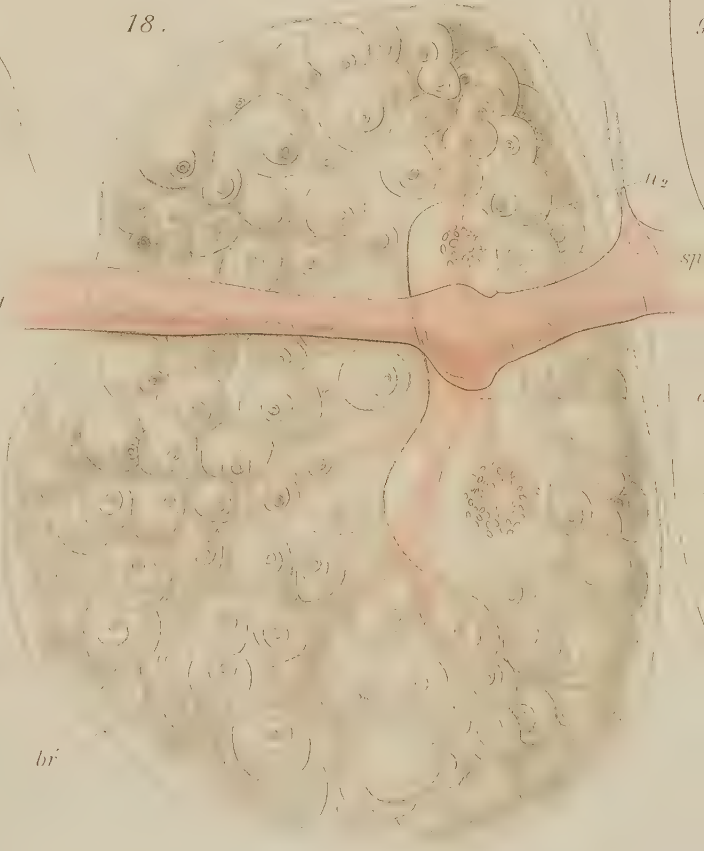
16.

go
gha
ghi
pbe
gc
fe
sp
hi
og
pg
fe
sp
pbe
gc
ss
gh
oo

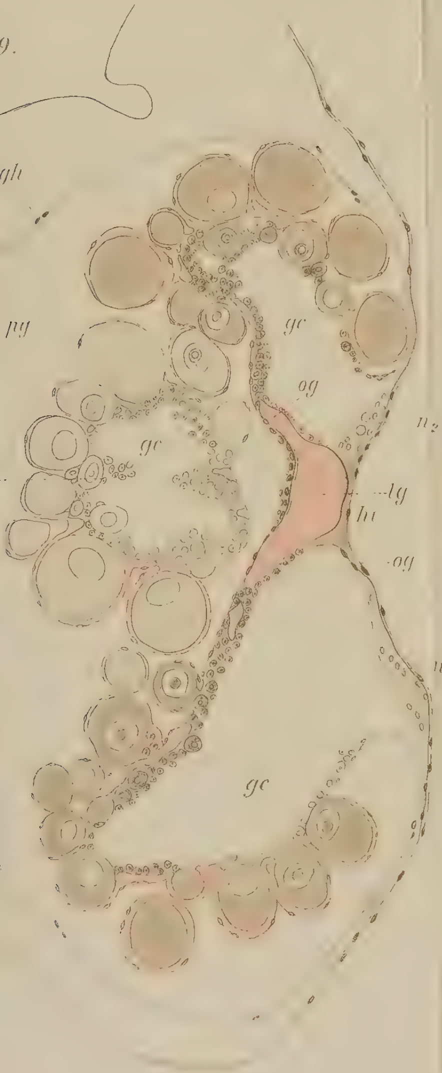
17.


gc
fe
pg

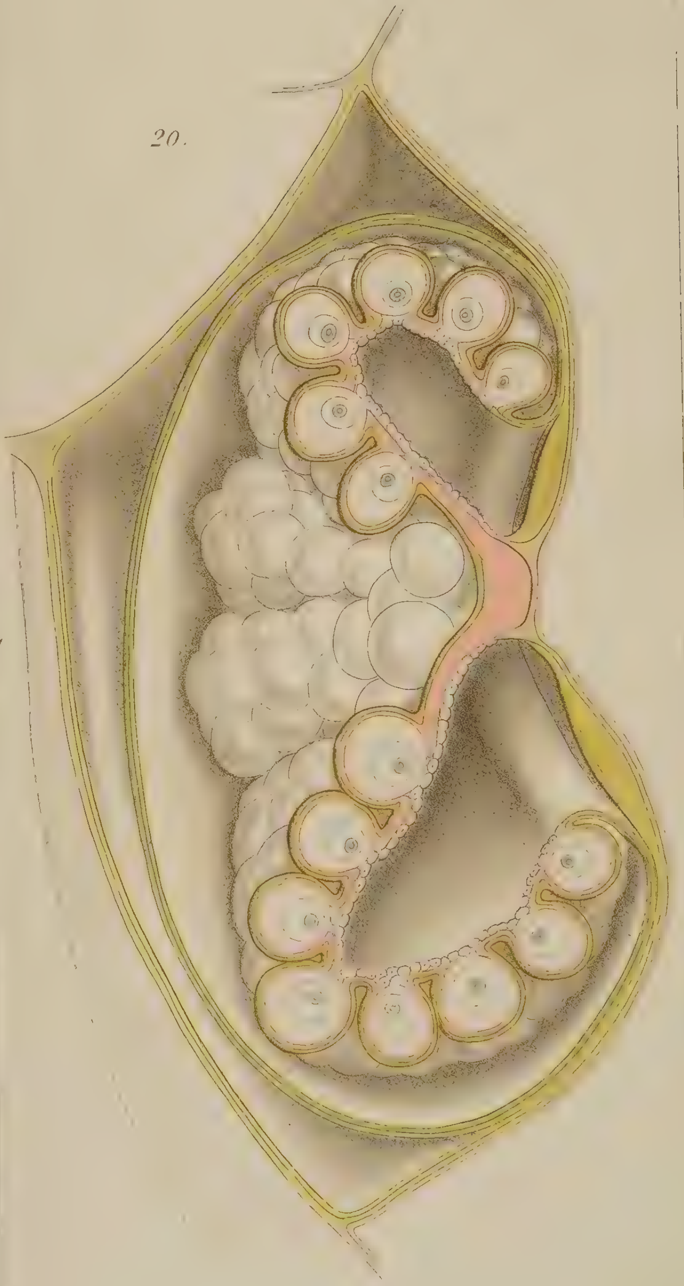
18.


sp
lg
br

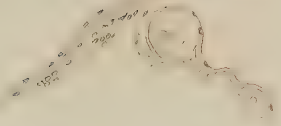
9.



20.



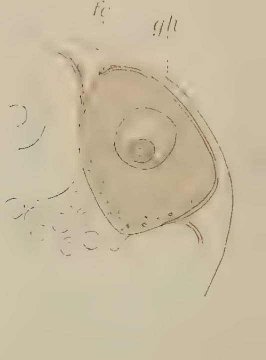
21.



Lith. Anst v A. Giltsch, Jena.

22.

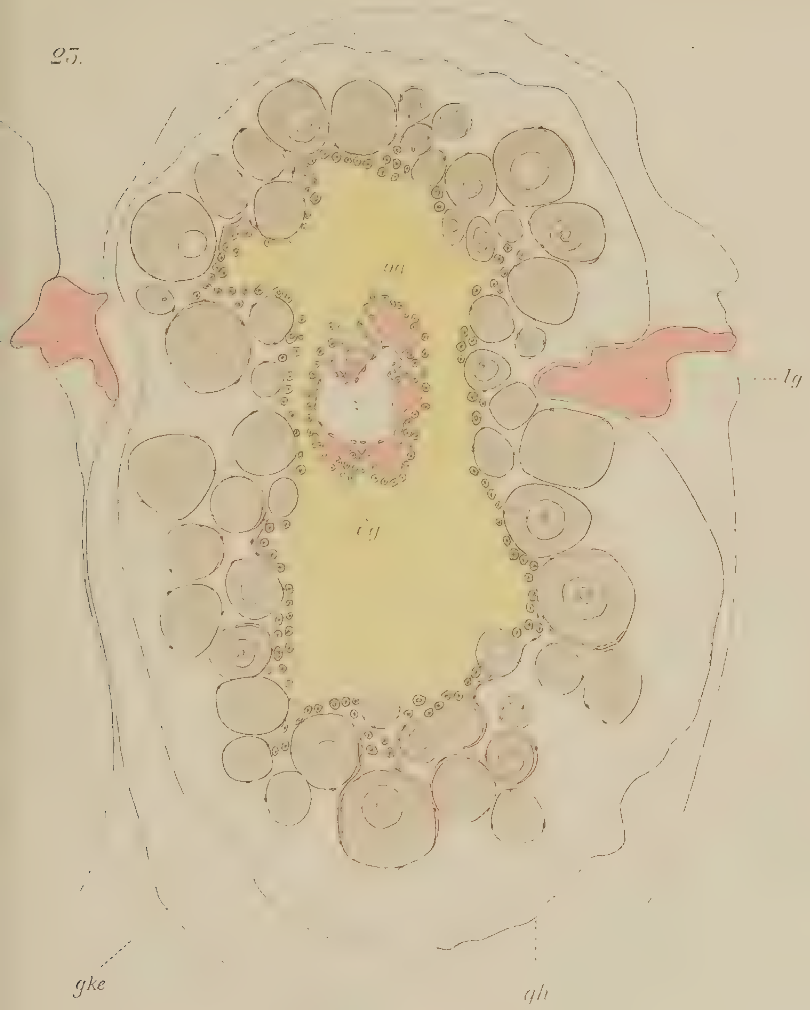
24.



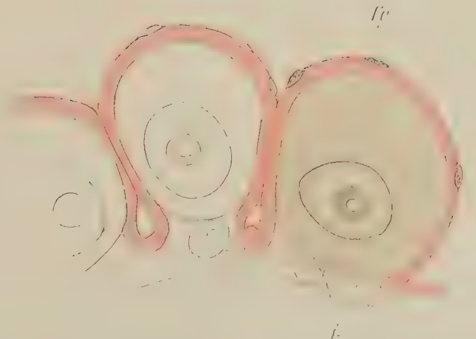
25.

A Leiber del

25.

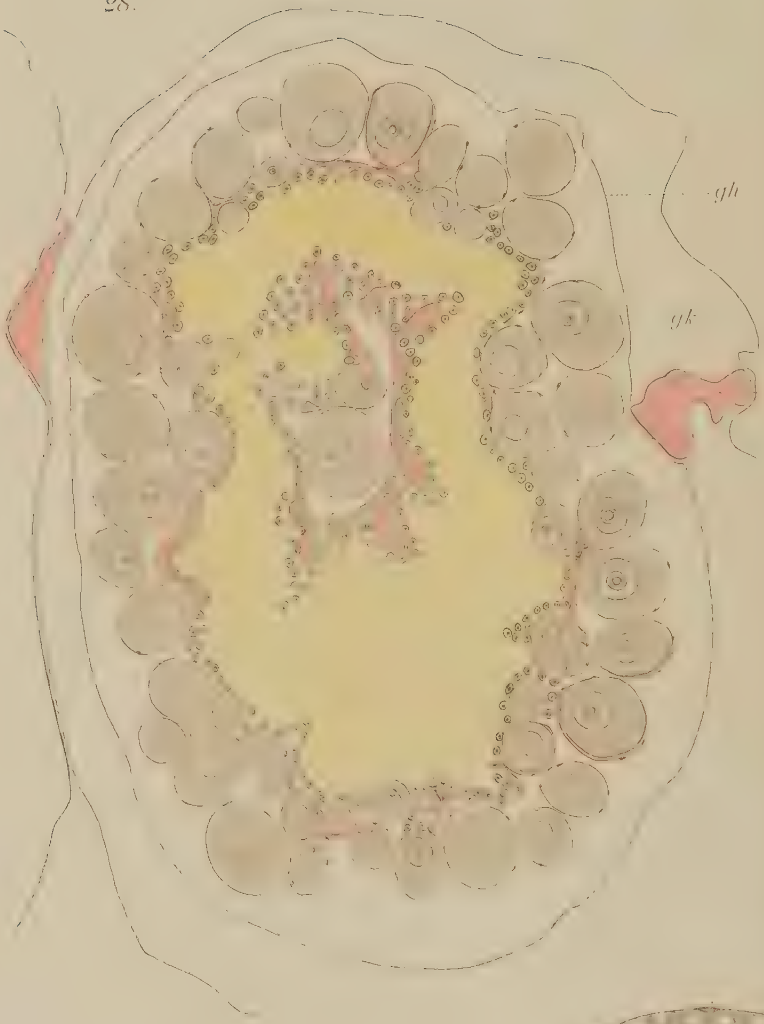


27.

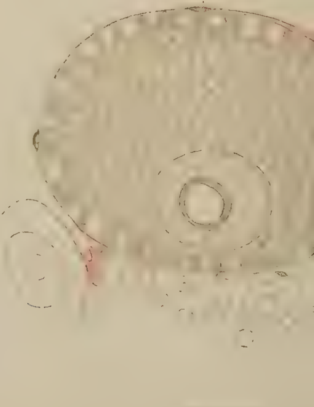


Lith.Anst.v.A.Giltsch,Jena.

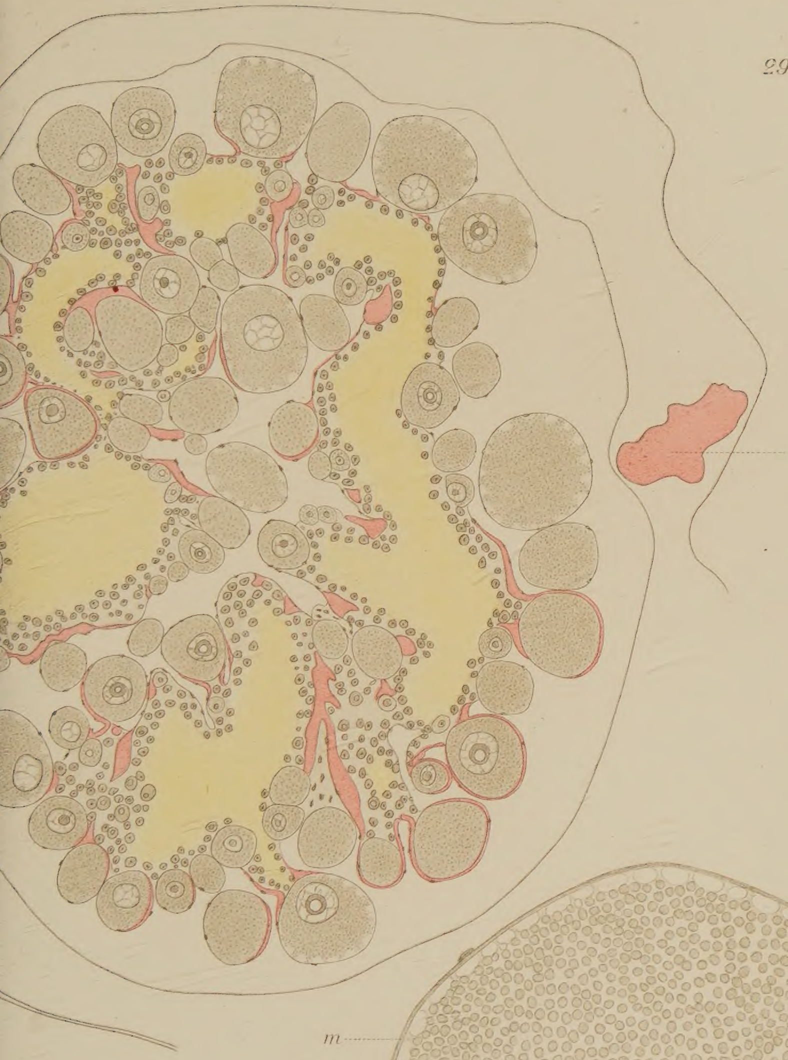
28.



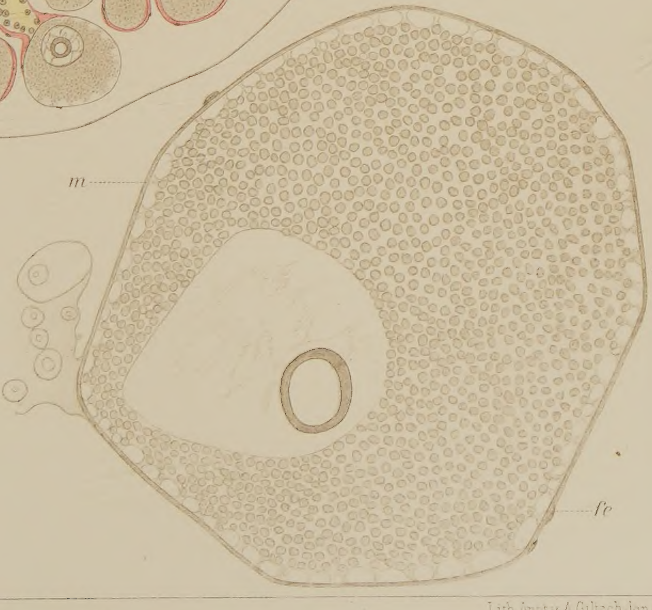
30.



29.



32.



1.

ens.

Lith Anst v. A. Giltsch, Jena.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.